

## A macula hámja és az otolithos képződése a Csontoshalakban.<sup>1</sup>

2 szöveggközi rajzzal és I.—II. táblával.

Írta: Dr. FARKAS BÉLA.

1. Bevezetés és irodalom — — — — —	99—103
<i>Saját vizsgálataim.</i>	
2. Módszer — — — — —	103
3. A <i>Lebistes reticulatus</i> labyrinthusának alakulása — — —	103—106
4. A labyrinthus szövettani tagolódása	
a) a labyrinthus fala — — — — —	106—107
b) a bélelő hám — — — — —	107—118
5. A maculahám és az otolithosmembrana közti tér — — —	118—121
6. A maculahám és az otolithosmembrana viszonya	
a) az otolithoskorong — — — — —	121—125
b) az otolithoshólyag — — — — —	125—128
7. Az otolithos képződése — — — — —	127—132
8. Az otolithoshólyag embryonalis állapota — — — — —	132—134
9. Összefoglalás — — — — —	135—136
10. Über das Maculaepithel und die Bildung der Otolithen bei den Knochentischen. (Deutscher Auszug der Arbeit) — —	136—144
11. Nachtrag — — — — —	145—147
12. Táblamagyarázat — — — — —	147—149
13. Irodalom — — — — —	150—153

### 1. Bevezetés és irodalom.

A belső fülnek, vagy fül-labyrinthusnak csarnoki részében az ú.n. maculákon mészképleteket találtunk, amelyeket újabb időkben a búvárok egy része statolithosnak nevezett, azon az alapon, hogy eltávolításuk zavart idéz elő az állat

<sup>1</sup> A Rockefeller-alap és a Szegedi Természettudományi Kutatási Bizottság segélyével készült dolgozat.

egyensúlyozó tájékozásában.<sup>2</sup> Jogosultabb azonban a régi otolithos és otolithos-készülék elnevezés, nemcsak azért, mert más kísérletek ezt a megállapítást nem igazolják, hanem azért is, mert a legújabb vizsgálatok alapján, úgy kísérleti, mint morfológiai vizsgálatok után (BURLET, FRISCH és STETTER, FARKAS, TOMASCHEK) kiderül, hogy e mészképletek a Gerincesek legalsóbb csoportjában a Halakban is, legalább a belső fülnek ú. n. sacculus és lagena részében, a hallás szolgálatában állnak. Az otolithos-készülék a legtöbb Gerincesben, így az emberben is mészszemcsék és kristálykák halmazából áll (szénsavas mész  $\text{Ca CO}_3 \rightleftharpoons$  aragonit formájában, keverve néhol phosphorsavas magnesiával), és ezt fülhomoknak, otoconiumnak nevezzük; a Csontoshalakban azonban a mészállomány kemény, tömör és concentricusan rétegzett képletek formájában jelenik meg, melyeket fülkönek, otolithos-nak hívunk. A fülkö a labyrinthus egyes részeiben, a különböző maculákon különböző formában képződik ki, de különböznek a fülkövek a Halak fajtái szerint is, úgyhogy alakulásuk rendszertani szempontból jellegzetes.

Az otolithos készülék eme szemcsés és tömör megjelenésének eddig semmi magyarázatát sem tudjuk adni. Kétségtelen azonban, hogy e képletek legelső keletkezése azonos módon kell hogy történjék, úgy az otoconiumok, mint a nagy otolithosok tekintetében. A különböző formákat ez esetben a változott viszonyokhoz alkalmazkodott caenogenetikus jelenségnek kell tartanunk.

Miután korábbi vizsgálataim arra a felfogásra vezettek, hogy az otolithosokat elsősorban is védelmi berendezkedésnek tartjuk az alatta levő idegvégkészülék és a benne levő vezetőrostok számára, az otolithos különböző alakulásában nagy jelentőséggel szerepel az a változatosság, amely a koponya porcos részének és a koponya-csontoknak alakulásában megnyilvánul. Jelentős szerepet játszik azonban a vízi és szárazföldi életmódbeli különbség is, főként a tekintetben, hogy a víz egészen másként vezeti a hanghullámokat, mint a levegő és ezek rez-

<sup>2</sup> Így pl. statolithokról és statoconiumokról beszél KOLMER M. „Mikroskopische Anatomie des nervösen Apparates des Ohres“ c. összefoglaló dolgozatában az ALEXANDER—MARBURG: Handb. d. Neurologie des Ohres c. mű I. kötetében (1924). Statolithnak tartják őket mások is.

gése egészen más hatást fejt ki az idegvégkészülékre a vízben élő állatoknál, mint a levegőben keletkezett hangrezgések a szárazon élőknél.

Amint azonban e különbségek előállításának okairól még semmi adat sem áll rendelkezésünkre, épp úgy kevés az, amit az otolithosok képződéséről eddigi ismereteink alapján mondhatunk. Amit 30 évvel ezelőtt KRAUSE mondott,<sup>3</sup> hogy az otolithosok keletkezése tekintetében teljes homály uralkodik, részben ma is áll, bár azóta már több dolgozat is foglalkozott ezzel a kérdéssel. E munkák nem annyira zoológus műhelyekben, mint inkább az ember-bonctani, élettani és fülészeti dolgozókban készültek, ösztökélve eme szervek nagy élettani és klinikai jelentőségétől, amit idestova már egy fél évszázadja nekik tulajdonítanak. Mindazáltal a kérdés elsősorban állattani probléma: a hal alkotásának pontos ismerete, melyben gyökerezik az Emlősök és az ember szervezetének megismerése is.

Amikor az irodalmi adatokat röviden áttekintjük, különbséget kell tennünk ez adatok alapján, az otoconiumok ama formái között, melyek a Kétéltűek és Csúszómászók hallószerv függelékében a saccus endolymphaticusban és a mészszákokban szabadon található, s a mésztartalmú folyadékból egyszerű kiválás által jönnek létre és azok között, melyek a hallószerv idegvégkészülékével kapcsolatban egy kocsonyanemű anyagban (gallert) keletkeznek. Bennünket főként az utóbbiak érdekelnek, melyeknek a labyrinthushoz való viszonyát először COMPARETTI és SCARPA ismerték fel 1789-ben, majd BRESCHET (1839), KRIEGER (1840), HASSE (1872) és KUHN (1897) írtak róluk. Foglalkozik velük nagy munkájában RETZIUS is (1882), aki szerint a Halak otolithosát az egészen finom rostos anyag a macula membránja képezi, s az otolithos ebben a finom rostos anyagban a mészszóknak rétegenkénti lerakódásával keletkezik. Azonban, mint mondja, nagyon nehéz ennek a hártvás képződménynek és a macula közelebbi viszonyainak kutatása, mert könnyen elválnak egymástól.

Behatóan azonban csak később vizsgálják a kérdést, így foglalkozik a neuroepithelium különböző alkotórészeinek histogenesisével a belga VAN DER STRICHT N. (1907), ki a denevéreken végzett vizsgálatokat. Szerinte az ú. n. támasztó sejtek hozzák létre a felettük lévő kocsonyás anyag megfelelő prizmatikus darabját és az otolithos magját.

Szintén részletesen tárgyalja az otoconiumok, otolithosok és a cupulák viszonyát az *Ammocoetes* és *Petromyzon*-on végzett vizsgálatai alapján STUDNÍČKA (1912) prágai histológus. Megállapításai szerint az otolithos-

<sup>3</sup> KRAUSE, R. Entwicklungsgeschichte des Gehörorgans. In Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. II. k. 2. rész. 110. l. Jena 1906.

membrana állományának elmeszesedésével jönnek létre az otoconiumok és az otolithosok, az otolithosmembranát pedig úgy fogja fel, hogy az a hallószőrök elfoszlásából, hálózatos elágazásából keletkező rostréteg. Szerinte ez a kocsonyás réteg a benne levő mészcementumokkal a hallósejtek protoplasmájának sejten kívüli része, ú: n. exoplasmaticus képződmények, melyek együtt élnek a sejttel. STUDNIČKA szerint a *Petromyzon*-ban talált viszonyok az összes gerinces állat otolithosának genesisére vonatkozólag is érvényesek.

Pontos adatokat közöl a rostok alakulásáról, a hallószerv és macula szerkezetéről különböző Emlős vizsgálata alapján HELD. Ami pedig a cuticularis segédkészülékek keletkezését illeti, erre vonatkozólag úgy HELD, mint később KAWANO (1923) azon a felfogáson vannak, hogy a cupula, otolithosmembrana és a membrana tectoria először is az érzővég helyek összes, még nem differenciált hámjának kiválasztásaként jönnek létre, azután pedig a támasztó sejtek rétegenkénti elválasztásából lesznek.

Igen behatóan foglalkozik a belső fül cuticularis képződményeinek, a cupula, otolithosmembrana és Corti-féle membrana szerkezeti viszonyaival, részben a klinikai esetek magyarázatára WITTMACK (1917—19) hamburgi fülész, aki ezidőtől kezdve többször is visszatér e képletek ismertetésére. WITTMACK vizsgálatait főként tengerimalacon és macskán végezte. Eredményei az otolithosmembrana keletkezésére vonatkozólag nagyobbára azonosak a STUDNIČKÁÉVAL. Igen jelentősek azonban kísérleti vizsgálatait, melyek alapján az idegvéghegyek működéseinek új elméletét állította fel. Szerinte az otolithosok kiválása a liquor alkalescentiájának lecsökkenésével a hámsejtek secretiós tevékenységének hatására áll be.

VAN DER STRICHT O. — 1922-ben — annak a nézetének ad kifejezést, hogy a maculák és cristák segédkészülékei, így az otolithosmembrana is olyan képződmények, melyek függetlenek a hallószőröktől s az otolithosokat interprismaticus állomány hozza létre.

Részletesen foglalkozik a hallóhámnak és függelékének histogenesisével DONADEI (1925) békaálcákon és felnőtt békákon végzett vizsgálataiban.

HERZOG (1925) csirke embriókon vizsgálta az otoconium keletkezését. Ezek a hám fölötti kocsonyás képződményben jönnek létre, mely képződmény a hámsejtek secretiójának eredménye. Ebben keletkeznek az otoconium kristálykák akkor, amikor a liquor labirinthei a hámsejtek magállományának secernálásával is eléri, illetőleg túllépi a telítési fokot.

A KOLMER bécsi élettani laboratóriumában dolgoztak KAWANO (1922) és NISHIO (1926), akik közül az elsőnek a cuticularis segédszervekre vonatkozó vizsgálati eredményei nagyobbára a HELDÉVEL egyeznek meg. NISHIO nagyszámú gerinces állat otolithosát vizsgálta meg, s képződésükről a halakban megállapította, hogy az: „...scheint nur ein Spezialfall der Bildung von Kalkablagerungen in secernierten Kolloiden zu sein“ (56. l.), mely lényegében hasonló a Molluscumok héjának képződéséhez. Ilyesmit gondoltak más buvárok már korábban is (BIEDERMANN, FOL), de tévedésükre már KRAUSE (1906) is rámutatott. NISHIO dolgozatában nagymennyiségű anyagvizsgálat mel-

lett sem jut kifejezésre egyébként sem valamelyes önálló felfogás, hanem csak részben megerősíti, részben tagadja a korábbi szerzők meglehetősen ellentétes nézeteit.

Az otolithosok anyagára vonatkozólag STUDNIČKA felfogását erősíti meg TYLŠOVA (1917). Igen behatóan foglalkozik a Csontosalak otolithosának alkotásával, az otolithos és hám viszonyával WERNER (1928), akinek megfigyeléseire később még visszatérünk.

## Saját vizsgálataim.

### 2. Módszer.

Vizsgálataimhoz a *Lebistes reticulatus* Pet. (guppy) 1—2 napos és idősebb kb. 4—5 hónapos példányait használtam, melyeket formol-alkoholban (70% alk. 10 rész + tömény formol (Schering) 1 rész, továbbá sublimatum-osmium keverékében (12% subl. 1% konyhasó oldatban + 2% osmium tetraoxyd oldat egyenlő mértékben keverve) rögzítettem. A formol-alkoholban rögzítetteket 80%-os alkoholban történő kimosás után a subl. osmiumban rögzítetteket pedig 24 óráig circularó vízben történő kimosás után fokozatos alkoholon keresztül alk. abs.-ba (24 óra), majd aether-alkoholba vittem át és ebből celloidinába ágyaztam be. 8—10 napos átitatás után a 8—10%-os celloidina megkeményítése chloroformban történt. A chloroform többszöri váltása után chlorof.-paraffina egy-két napig, majd thermostatumban 3—4 óra alatt átitatás 52° C. paraffinával következett.

Metszetek vastagsága 4—10  $\mu$ .

Festés: Kreosot-haemalaun, eosin és kreosot-haemalaun fuchsin-picrinásav oldat, BETHE-féle toluidin. Ezüstözés. (SCHULTZE).

### 3. A *Lebistes reticulatus* labyrinthusának alakulása.

A *Lebistes* 4—5 hónapos példányaiban a fül-labyrinthus már teljesen kialakult, de a belsejében található készülékek, az idegvéghehelyek még nem fejlődtek ki. Mint már korábban is rámutattam,<sup>4</sup> a cristák sincsenek meg mindenik alkotórészükbe egyformán kifejlődve mindenik ampullában, egyedül az ampulla posterior mutat teljesen kifejlett crista acusticát, amelyben azonban még jól látható, hogy a cupula két félből van összetéve.

<sup>4</sup> FARKAS (1936) i. m. 64. l.

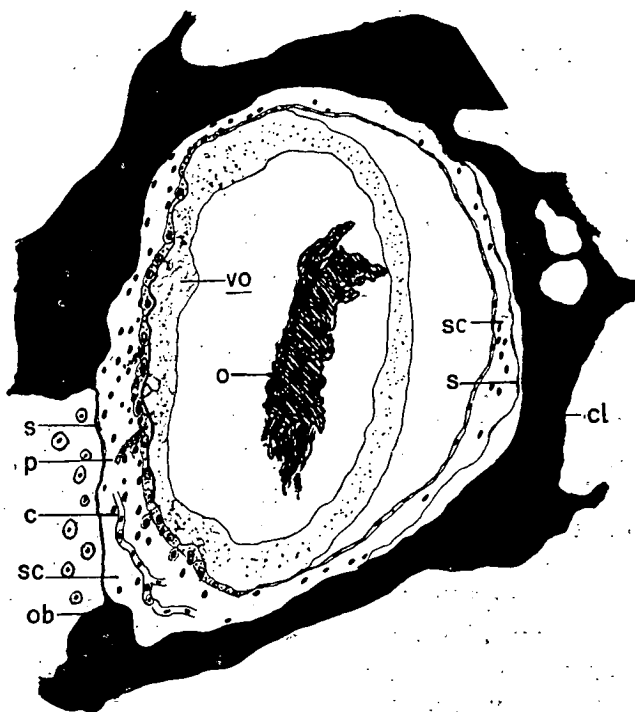
Ugyancsak különböző fejlődési állapotot mutatnak az otolithosok is, melyek közül először a sacculus és lagena otolithosa fejlődik ki, megelőzve az utriculus otolithosának kialakulását, de maculája még nem válik el a lagena maculájától. A különböző labyrinthus részek otolithosait rövidség kedvéért a későbbiekben VESCOVI és WERNER után, de némileg eltérően tőlük *saccolithos*, *utricolithos* és *lagenolithos*-nak fogjuk nevezni. Itt kell megemlítenünk, bár részletesebben nem tárgyalhatjuk, hogy a kialakulás tekintetében a *saccolithos* és *utricolithos* között lényeges különbség van, időrendben pedig ugyanannak az állatnak jobb- és baloldali otolithosai sem fejlődnek egyformán. Ez a különbség a fejlődés menetében igen alkalmas lehetőséget nyújt az otolithosok képződésének tanulmányozására, mint azt a különböző irányban végzett hiánytalan sorozatos metszetek mutatják.

A Csontoshalak labyrinthusát a koponya porcos és csontos váza veszi körül, de nem zárja be egészen, mert helyenkint teljesen szabadon van a nyúltvevő felé, melytől keskeny kötőszöveti réteg választja el. Egészen zártnak találjuk a hallótokot a koponya caudalis részén, ahol a lagenát is, amely leghátrábbra nyúlik a labyrinthus részei között, körüskörül szilárd váz, a csontos hallótok határolja, de medialisan egy kis területen a porcos koponya basalis része, az occipitale basale képezi a határt, mint azt az 1. ábra mutatja. A lagenának e hátsó részéből készített metszeteiben még nem látható a macula lagena, mert nem nyúlik ki idáig, de meg van a hártyás labyrinthus valamennyi része. Az itt található viszonyok ismertetése nemcsak az általános tájékozódás szempontjából szükséges, hanem azért is, mert a lagena alkotása még itt teljesen egységes, beljebb azonban a macula beiktatódásával már nagy mértékben megváltozik.

A labyrinthus falát alkotja tehát 1. legkívül egy hosszúkas, rostos sejtekből szövődött vékony külső réteg, melyben a sejtek tömör ovális magvai is jól kivehetők, s amelynek rostos állománya eosinnal, fuchsinnal és picrinsávvá gyengén színeződik. (1. ábra s.) Ez a rostréteg szorosan a csontos falhoz simul és főként ott látszik, ahol a lagenafal leszakad róla. 2. Ezen belül van egy inkább laposnak, mint kubikusnak mondható hámréteg, amelyben az egyes sejteknek szemcsés tartalma és nagy

gömbölyded sejtmagja van s amely az antimacularis részen egészen ellapul. E két réteget egy helyenként különböző vastagságú syncytium (sc) köti össze egymással.

Ezek a rétegeken belül, melyek együttesen alkotják a lagenae falát, találunk 3. egy hólyagszerűen alakult képletet (1. ábra vo), melynek fala a medialis oldalon valamivel vas-



1. ábra.

Keresztmetszet a lagena hátsó részéből. c = hajszálerecske a lagena falban, cl = a csontos labirinthustok; o = otolithos, ob = kopnyaalap, p = pigmentum, s = a lagenafal külső része, sc = a syncytialis alkotású lagenafal, lateralisan lapos sejtekkel, medialisan kubikus sejtekkel bélelve, vo = otolithoshólyag.

tagabb szokott lenni. A fal rögzítve hártyaszerű, de kétségtelen, hogy az élő állatban sokkal duzzadtabb, kocsonyanemű anyag. Megfelel ez a fal a korábbi szerzők kocsonyanemű gallertanyagának és mint ilyen alkotja a harmadik összefüggő réteget. Legfelül találjuk aztán 4. az otolithos állományt, mely azonban a rögzítés és további mikrotechnikai manipulációk következté-

ben a középre tolódott el, azonban mint a készítményekben látható, (I. tábla 1. kép) a 3. rétegről vált le, amelyen maradványai még látszanak.

Ezeket a szöveteket, melyek az otolithosok képzésével kisebb-nagyobb mértékben vonatkozásban vannak, a következőkben egyenként fogjuk ismertetni.

#### 4. *A labyrinthus szövettani tagolódása.*

##### a) *A labyrinthus fala.*

A labyrinthus falát alkotó szövetek közül a külső rostos szövet a fiatal példányokban végig megmarad ilyen vékonynak, a belső fül egész terjedelmében, megváltozik azonban lényegesen az idősebb példányokban. Ezt a falrészt általában kötőszöveti membrana propria-nak nevezik, és egységesnek tartják, de nem az, hanem nagy mértékben tagolódik. RETZIUS a labyrinthus falát általában porcszerű, kemény elasticus szövetnek mondja, HASSE pedig orsó s porc (Spindelknorpel) néven nevezi. A porcszerű átalakulásban szerepet kell tulajdonítanunk annak a falrésznek is, melyet syncytiumnak nevezünk, s amely fiatal állatokban a legkülső rostrétegtől a belső hámrétegig terjed.

NISHIO teljesen helytelennek tartja (56. l.) DONADEINak azt az állítását, hogy a béka labyrinthus fejlődésében van egy olyan fejlődési stádium, ahol az érző véghelyek hámja syncytiumot tüntet fel. Az érző hám syncytialis voltát a *Lebistes* 4—5 hónapos állapotában magam sem észleltem, mindazonáltal meg kell állapítanunk, hogy a labyrinthus fala még ilyen korban is mutat syncytialis alakulást, ahol nagyobb számú magvakat, de közöttük semmiféle, vagy csak kezdődő sejthatárokat láthatunk. Ez azonban nem a hámréteg.

A falat alkotó syncytiumban, melynek vastagsága 15—20  $\mu$  között van, a magvak tömör szerkezetű, gömbölyded és ovális alakúak, kevesebb van a lateralis oldalon, de több a medialisson. Találunk a syncytiumban, annak medialis oldalán jól fejlett capillaris vérereket (c) is, különböző vérsejtelemekkel: így vannak tömör gömbölyűmagú vérsejtek, igen keskeny plasma-testtel körülvéve és nagy, ovális testű vérsejtek, melyek sejtteste erősen törli a fényt, s amelyek kivándorolva a syncytium-



ban is észrevehető. Ugyancsak ennek a syncytiumnak a háttárán találjuk a gyengén szemcsés tartalmú mirigysejteket, melyek a macularis, tehát a medialis félen, itt a lagena végső részében mégkevésbé összefüggő rétegben vannak, de az összefüggésüket inkább a közbeiktatott pigmentumsejtek zavarják. Nem lehetetlen azonban, hogy még fiatalabb állapotban a bélelő hámsejtek még lazábban függnék össze egymással, de a hengeres hámsejteknek, a hallósejteknek olyan laza összefüggése, amilyent DONADEI rajzol (Tav. III. fig. 3) és ami a hámsejtek közti állomány szétfolyó volta, nemkülönben gyengébb rögzítése miatt van, a *Lebistes*-ben nem észlelhető.

A labyrinthus falának ez a legegyszerűbb formája, már igen korán változásokat, differenciálódásokat mutat, ami a macula hám felé közeledő metszetekben jól látható is. Amikor ugyanis a syncytium az antimacularis részen tömörül és átalakul egy keskeny homogén állománnyá, a macularis félben feltűnik benne egy vékony, körülbelül  $4.2-6.2\ \mu$  vastag, teljesen homogén, haemalaunnaal halványkékre színeződő falrész, mely közvetlenül a bélelő hám alatt képződik, de a legkülső kötőszöveti burkon belül található. Ez a falrész elkülönülten végig az összes metszetekben megtalálható és vastagsága is csak igen kis mértékben változik. Ez a membrana basalis, mely a lagena fal macularis syncytiumában képződik ki, nem azonos a labyrinthus fallal, mely a kötőszöveti rostrétegből és a syncytium átalakult állományából képződik és megfelel a korábbi szerzők „orsós porc”-ának.

#### b) A bélelő hám.

A bélelőhámréteggel kissé behatóbban kell foglalkoznunk, mert az otolithos membrananak és ezzel együtt az otolithosnak képződését az eddigi irodalom egy része a bélelő hámsejtekkel hozza kapcsolatba.

A labyrinthust bélelő belső hámréteg, vizsgálataim szerint teljes egészében mirigysejtekből áll, de a mirigysejtek igen eltérő alakulásban jelennek meg. Általában 3 féle forma különböztethető meg: 1. ellapult mirigysejtek, ezekből áll a részek és általában a labyrinthus üregének bélése, 2. kubikus mirigysejtek, melyek leginkább az ideghám, azaz a macula környékén

láthatók és 3. hengeres hámsejtek, melyek a neuroepitheliumban, azaz a maculában találhatók. Ugyancsak idetartoznak az ampullákban levő planum semilunatumok sejtei, melyek kubi-kusak is, de karcsú hengeres formájúak is lehetnek.

Az első csoportba tartozó sejtek annyiban vesznek részt az otolithosok képzésében, hogy hólyagos secretiójuk termékét, a váladékszemcséket az endolymphába, vagy liquor labyrinthi-be ürítik, s így azt gyarapítják. Gyakrabban észlelhető azonban az is, hogy a váladékszemcsék a kifejtett formák otolithosára rakódnak rá, így tehát csak az otolithosok növelésében van részük.

A második csoportbeli sejtek szerepe már jóval nagyobb az otolithos képzésben. Ezt a sejtcsoportot IWATA (1925) és HAZAMA (1928) „regio secretoria“ néven nevezték. A Halakban WERNER (1928) tárgyalja behatóan ezeket a maculák környékén található mirigysejtes területeket, melyeket szegélyhám (Randepithelien) néven nevez; a szegélyhámok összességét a rajta levő rostokkal együtt pedig marginarium-nak hívja. A regio secretoria sejtes tagolódását a csellében WOHLFARTH ismerteteti legbehatóbban,<sup>5</sup> de ő a kilépő és láthatóvá lett váladékszemcséket a rögzítő eljárások hatásának tulajdonítja. E kérdéssel itt részletesen nem foglalkozhatom, csak meg kell említenem, hogy ugyanazokkal a secretios jelenségekkel találkozunk itt is, melyeket más szerzők a legkülönbözőbb mirigytermékek képzésénél már sokszor leírtak és természetesnek tartanak. Leírtam ilyeneket a folyami-rák tegumentalis mirigyseiben magam is. Nem is műtermékek ezek, hanem váladékszemcsék, melyeknek belső szerkezeti alakulása („Innenstruktur“ HEIDENHAIN) is van. A mirigysejtek működésének rhytmusa a morphologiai változásokban megnyilvánuló secretiós rhytmus igen szépen észlelhető e mirigysejtekben is.

Rá kell azonban itt mutatnom egy tévedésre, mellyel az irodalomban találkozunk. RETZIUS (1872 és 1881) ezeket a maculák környékén levő sejteket „protoplasmetische Epithelzellen“ néven nevezi és szerinte azonosak azokkal, melyeket SCHULTZE Miksa „Cylinderzellen von sternförmigen Querschnitt“ néven, továbbá HASSE „Pigmentzellen“ néven írt le. (1881. 89. l.) Ez a beállítás nem helyes, mert a dolog úgy áll,

<sup>5</sup> WOHLFARTH (1932) i. m. 673—677. l.

hogy a labyrinthus falában levő kubikus mirigysejtek között, tehát már a regio secretoriában is, valamint a neuroepitheliumot alkotó hámsejtek között is állandóan találhatók pigmentumsejtek, melyek vagy a hámalkotó mirigysejtek között, vagy a mirigysejtek fölött, esetleg a gallertnemű anyagban is, de igen gyakran a hám alatt, néha egészen a syncytialis képződménybe nyomulva, máskor a hámsejtek alatti szövetekbe hosszan benyúlva láthatók. Ezek az igen különböző alakú pigmentumsejtek függetlenek a hámsejtektől és nem azonosak velők. A pigmentumsejtek hol mint nagy amoebák helyezkednek el, de gyakran találhatók mint kisebb sejtrögök, néha valóban csillagszerűen alakulva, közepükön egy-egy nagyobb gömbölyded sejtmaggal. Megkülönböztetésük a tulajdonképpeni hámsejtektől jó készítményekben, a sejtestet különböző színű és alkotású szemcsézete alapján mindig lehetséges. A pigmentumsejtek szerepe legalább, amint készítményeim mutatják, igen jelentős, rájuk az otolithos képződés kapcsán még visszatérünk, itt csak annyit említünk meg, hogy a hámsejtektől teljesen különálló képletek, azokkal egybe nem foghatók.

A mirigysejtek harmadik félésege, melyek mint említettük, az ideghámiban vannak, a h e n g e r e s h á m s e j t e k, melyekben azonban legkevésbé látható a szemcsézettség, de szemcsézettségüket észlelte már osmiumos készítményekben RETZIUS is. Igen szépen mutatkozik a szemcsézet élő állatból vett sztépmatolt labyrinthushám készítményekben. A szemcsék secretiója azonban jól rögzített készítményekben ezeknél is határozottan látható (I. tábla 2. kép). Ezek a sejtek azok, amelyeket RETZIUS után az ideghám hallóelemének tartanak és általában „szőrsejtek”-nek, vagy „hallósejtek”-nek is neveznek, azokról az ostorszerű nyúlványokról, amelyek legtöbb készítményben valóban ilyeneknek látszanak. RETZIUS nagy munkájában (1881), a Csontoshalak közül a folyami sügér mac. ac. sacculijából (1881) szőrsejteket igen rövid kúpos nyúlvánnyal (Taf. VI. fig. 21), melyek közül egy villásan elágazik. Ilyen képletekkel vizsgáltaim folyamán gyakran találkoztam, azonban ezek, mint látni fogjuk, legalább a halakban műtermékek, a hámsejteken levő hosszúra nyúlt fonalkás mirigyváladékok.

Nagyon jellegzetes formában látszanak a „szőrök” a *Lebistes macula lagenae*-jában, azokon a sejteken is, melyek mint a

„regio secretoria“ néven nevezett mirigyos terület sejtjei, semmi kapcsolatban sincsenek a hallótevékenységgel, mert kívül esnek a macula ú. n. ideghámján. Ilyen „szörképletek“ formol-alkohol rögzítés után haemalaunnal kékre színeződve ezüstözési eljárásokkal impregnálva a lagna hámiban gyakran találhatók. A sejtek mirigysejt volta azonban kétségtelen és a szørszerű alakulás rögzítés és az érintkező felületek kis eltávolodásának eredménye.

Mirigysejteknek minősítettem a „szörsejtek“-et korábban a crista acusticák hámjának vizsgálata alkalmával is és a felfogásban a *Lebistes* fiatal példányaiból készített metszetek a maculák hámjára vonatkozólag is megerősítenek.

Az I. tábla 2. képe a macula sacculi végső részét mutatja, melyben igen jól láthatók a hengeres hámsejtek (1), hol egynemű, hol szemcsés tartalommal, mint ahogy azokat REITZUS 1872—1881-ig megjelent vizsgálataiban a Gerinces állatok hallószervének ideghámjában, így a Halakban is leírta.

Ezek a hámsejteken semmi olyan képlet nincs, amely, mint sejtnyúlvány kiérne a felette levő otolithos membranához, amely pedig már ekkor, miként a kép is mutatja, teljesen jól ki van fejlődve.

Láthatók azonban a macula hám és otolithosmembrana között levő homogen anyagban, mely kétségtelenül az alatta levő hámsejtek terméke, olajimmerziós nagyítással jól kivehetően, közvetlenül a hámfelületen következő képletek: 1. Több sejt felületén látható erős fénytörésű nagyobb gömbölyded szemcse, 2. más sejtek fölött kisebb szemcsék halvány körvonalú csoportja, 3. gyengén kihúzott hegyesebb nyúlvány, mint a hengeres hámsejt testének folytatása, melynek hegye tömöttebbnek látszik, amennyiben valamicskét erősebben színeződik, 4. rongált sörtészerű képződés, melyben azonban az egyes sörték szemcsés konstrukciója kivehető, 5. vékonyabb-vastagabb nyakú homokóraszerű képződmény, melynek alsó fele a mirigyhám felületén van, felső pedig az otolithos membrana aljába olvad, 6. láthatók olyan sejtek is és elég nagy számban, melyeknek domború, de síma a felületük, 7. végül láthatók olyan hengeres hámsejtek, melyek első tekintetre azt mutatják, hogy belőlük kissé kanyargósan haladó, haemalaunjal jól színeződő nyúlvány halad ki egészen az otolithos membranáig. Olajbamártó lencse-

rendszerrel vizsgálva e sejteket azonban, kiderül róluk, hogy a haemalaunnaal színezett nyúlványok rostszerű képletek, melyek mint a mikroszkopium különböző beállítása mutatja, szorosan a mirigysejtekhez simulva, talán a sejtbe bele is vágódva, annak felületén húzódnak végig és a hámsejt alatt tovább folytatódnak. Soha egyetlen készítményben sem sikerült olyan alakulást (basalis szemcse, rhizoplast) találnom, melynek alapján azt lehetne mondani, hogy az e hámsejteken észlelhető esetleges nyúlvány, egy sejt szerv, organellum. Ellenben sokszor láttam csalódásig hasonló nyúlványokat a külbőr különböző mirigysejtjeinél is, különösen ezüstözött készítményekben. Néha a maculahámnál is megfigyelhető az a jelenség, amiről a cristahám vizsgálatánál már említést tettem,<sup>6</sup> hogy t. i. a hám felületéről a hámsejt teljes szélességével egyenlő körben igen finom hártyaszerű cső hatol felfelé és ezen a majdnem átlátszó hengerecskén finom hosszanti csíkolat vehető ki. Ez az egész képlet a hámsejt sejten kívüli nyúlványának tekinthető ugyan, de a rezgések érzékeléséhez semmi közük sincsen. Nyúlványnélkülinek találom a kifejtett állat macula sacculi hámjában levő hengeres hámsejteket is.

Meg kell azonban említenünk, hogy vannak az érzőhám-ban olyan hengeres hámsejtek is, melyek erősen megduzzadva lombik alakot mutatnak és amelyeknek egy nagy gömbölyded világos sejtmagjuk van. Készítményeimben amilyen gyakran találtam a már említett szabályos „hallószőr”-ös kiképződést ezeken a sejteken, ugyanolyan gyakran találtam ezekben a sejtekben a mag és a sejt felület között csillagszerűen alakult intracellularis capillarisokat, melyek egy közös kivezető csőbe gyűltek össze, s a kivezető cső a sejt tengely irányában benyúlt a hámfölsőtti homogén váladékba, amelyben elkülönülése még követhető volt. Hogy ez a határ kifejezetten morphologiai fal volna, nehéz állítani, de hogy festődik, az kétségtelen. (I. t. 2, 4, 5, 7. kép 2 jelzés mutat ilyen sejteket).

Az itt látható csillagalakú képleteket azonosítanunk kell azokkal az ezüstözési eljárásokkal előállítható csillagszerű képletekkel („Netzapparaturstrukturen”), melyeket KAWANO (1923) mutatott ki különböző ezüstözési eljárásokkal, így RAMON Y

<sup>6</sup> FARKAS (1936) 61. l.

CAJAL és DA FANO módszerével a patkány és nyúlembryók hallóhámjának „érző”-sejtjein, amelyek tehát impregnált capillarisek a sejtfelület és a mag között.

Mindezeknek alapján a Csontosalak maculáinak hámjában található széles, hengeres hámsejteket működő mirigyhámsejteknek tartjuk és a rajtuk korábbi szerzők által leírt érzőnyúlványokat olyanoknak, melyek vagy mikrotechnikai hatásokra keletkezett műtermékek, vagy pedig meglevő, de nem sejtben képződött fibrillák, hanem mint önálló rostok és capillaris falak szerepelnek.

Az ú. n. érzőhámsejtek körül levő neurofibrilla hálózatot, mely némelyek (NIEMACK, RETZIUS, HELD) szerint kosárszerűleg veszi körül a hámsejteket, mások, így pl. KAISER szerint<sup>7</sup> azonban a sejtek körül végkehely alakul ki azáltal, hogy a tengelyfonal (Achsencylinder) hyalin alapállománya szétterül rajta, tulajdonképpen nem az érzékelés szolgálatában állónak, hanem a nagyfokú mirigytermék-termelés céljából szükséges berendezésnek a mirigysejt neurofibrilla berendezésének tartjuk. Készítményeimből a neurofibrillák mint a sejtek felületén párhuzamosan haladó csíkok mutatkoznak, helyenként hálózatot alkotva.

A nagy hólyagos magvú hengeres hámsejtektől fokozatos átmenet van azokhoz a keskenyebb, gömbölyded, vagy ovális és tömörtmagú sejtekhez, (l. t. 2.5. kép 1), melyek gyakran testük színeződésében is eltérnek, amennyiben némi fogékonyságot mutatnak a haemalaun iránt.

Megállapítható, hogy az utóbbi sejtekből lesznek a hallószerv neuroepitheliumának RETZIUS által „fonalka sejtek”-nek („tulajdonképpen epithelsejtek, támasztósejtek, vagy isolálósejtek”) nevezett elemei, amelyek azonban a kifejlett hám-ban sokkal vékonyabbak, hosszúak és basalisán vékony nyúlványba nyúlnak. A hallószerv ideghámjának tehát „támasztósejt”-ek néven nevezett elemei legalább a halakon végzett vizsgálataim szerint nem képeznek külön sejtféleséget, hanem átalakult mirigyhámsejteknek tekintendők, melyeknek secretiós tevékenysége kétségtelen, s melyek folytonos átmenetet mutatnak egyfelől a széles „szőrsejtek”-hez, másrészt pedig a kifejlett állatban található igen vékony, néha nyúlvánnyal ellátott és

<sup>7</sup> l. m. 191. l.

már nem kifejezetten szekernáló fonalkasejtekhez, vagy támasztósejtekhez. A támasztósejtek secretiós tevékenysége fiatal állatokban kétségtelen, de ez olyan, hogy a hámfelület fölött, a sejt egész kiterjedésében, szélességében történik. Ez a magyarázata annak, hogy sok szerző, így VAN DER STRICHT, KOLMER és mások Emlősekben a támasztósejtek fölött prizmatikus részeket írnak le, mint az otolithosmembranának, illetőleg a cupulának alkotóit, KOLMER jó rögzítés esetén az érzőhám felületével párhuzamosan haladó rétegzettséget is észlelt rajtuk, ami készítményeinkben is minden alkalommal látható. Ez a rétegzettség azonban csak a kiválasztott anyag hámfelületi részén, a sejt szélességében látható.

Elintézetlen azonban még a fonalkás vagy támasztósejteknek szabad felületén található nyúlvány kérdése, melyet SCHULTZE halaknál talált, s amelyek alapján tartotta ezeket a sejteket érzősejteknek. Ilyen nyúlványt a „támasztó“ sejten, mint igen finom és gyengéd, haemalaunnaal kékre színeződő képletet néhányszor magam is észleltem. Valószínűleg ezeket azonosnak kell tartani azokkal az ostorokkal, melyeket HELD emlősekben mint a sejt felületéről egy diplosomából kiinduló ostort ír le, és amelyet a labyrinthus összes sejtjére jellemzőnek tart. Diplosomát azonban nem találtam. Sokkal gyakrabban azonban neurofibrillákat, melyek a sejtek között mennek ki a szabad felületre, néha felérnek az otolithosmembranáig, máskor azonban csak éppen hogy kinyúlnak a hámból. E fibrillák a hám alatti idegrostból jönnek, miután azok velőhüvelyes burka elmaradt, vastagabbak az előbb említett ostornál és ezüsttel is impregnálódnak. Igen jól festődnek haemalaunnaal és BETHE-féle toluidinkékes eljárással. KOLMER a hallószőrök pamata mellett tüntet fel ilyen egy szál fibrillákat, de ezek szerinte a hallósejtből, tehát a széles mirigysejtekből erednének. RETZIUS szerint a „szőr“-sejtek volnának az érzősejtek, SCHULTZE MIKSA (1858) és mások szerint pedig a fonalkasejtek. Az eredmény, melyre vizsgálataim alapján jutottam, egyik felfogással sem egyezik meg, mert szerintem a hámsejtek között kilépő, és az otolithosmembranáig felhatoló neurofibrillák és axonok az érzőelem, a hámsejtek pedig valamennyien mirigysejtek, melyek közül azonban a fonalkasejtek, mint még később látni fogjuk, erősen átalakulnak.

Mielőtt azonban továbblmennénk a hám és otolithosmembrana viszonyának ismertetésében, összegezzük a maculahámra való felfogásunkat következőkben:

A Csontoshalak sacculusának, lagenájának és általában a labyrinth üregeinek hámját mirigysejtek alkotják, melyek háromfélék lehetnek:

1. Kubikus hámsejtek, alkotják a tipusos mirigyhámot a maculák körül,

2. lapos hámsejtek alkotják az ún. indifferens bélelő hámot. E két hámfeleség secretiója a jellemző hólyagos secretió,

3. hengeres hámsejtek, melyek a neuroepitheliumot képezik. A neuroepithelium hengeres hámsejtjei kétféle irányban differentiálódnak. A differentiálódás folyamata egy fonalkás, majd szemcsés állapoton vezet keresztül, melynek megfelelően a secretiós termék is különböző. Hasonló ez a folyamat ahhoz, melyet újabb időben mint „munkarythmus“-t főként HIRSCH G. C. és tanítványai írtak le a legkülönbözőbb mirigysejtekben; amelynek első megállapítását azonban már a folyami rák hepatopankreasáról 1906-ban írott dolgozatomban megtalálhatjuk.

A differentiálódás végső állapotai tehát a maculákban a) nagy duzzadt, hengeres, sőt lombik alakú mirigy hámsejtek, amelyeket általában „szörsejtek“-nek tartanak és b) a hosszú, vékonyra kinyúlt „támasztó sejtek“, melyek secretiója kifejezett állapotban redukált. Ez a formaszerinti nagy eltérés, a kezdetben egyforma mirigysejtek között olyan van, hogy a támasztósejtek elasticus kötőszöveti rostokkal lépnek kapcsolatba, mely rostok a labyrinthus falából jönnek és az otolithosmembránáig nyúlnak.

HELD az egér macula statica<sup>8</sup> hámjában a SCHULZE<sup>9</sup>-féle fonalkasejtekben a DEITERS-féle sejtekkel és a CORTI-féle szerv pilléreivel analogus, kiképződésű intracellularis támasztó rostokat talált. Ezek a rostok amennyire megfigyelhető volt, a basalis hártáig és a hám szabad felületéig húzódnak, ahol ecetszerűen szétterülve hozzátapadnak a „szörsejtek“ körül kiképződött záróléchálózathoz (Schlussleistennetz). E hálózat az

<sup>8</sup> Helyesebben itt is acustica.

<sup>9</sup> Helyesen Schultze.



említett érzékszervben egy, a macula egész felületét beborító átlýuggatott cuticularis hártýát, az ú. n. lamina reticularist képezi.<sup>10</sup>

A *Lebistes* maculáiban a támasztó, vagy fonalka sejteken szintén hatolnak végig ilyen rostok, de nem vehetők ki mindig egyforma élességgel. Vizsgálataim szerint azonban nem a sejten képződnek, mint HELD tartja, hanem a labyrinthus falából jövő rostok, melyek egészen az otolithosmembranaig mennek s ez útjukban a támasztó sejtekkel szoros kapcsolatba lépnek és ezeket átfórmálják.<sup>11</sup> Ezek a rostok egészen különleges természetűek. Finomak, vékonyak és ki vannak feszítve az otolithos membrana, illetőleg otolithos és hám között is, miként a zongora húrjai annak keretén. Mivel elasticusak a rögzítő szerek hatására, valamint a tapadó részek legminimálisabb dislocációjára elszakadnak, az elszakadt részek többé-kevésbbé összeugranak és a megtapadt felületeken igen vékony hegybe kihúzott szőröket képeznek.

Ilyen állapotukban gyakran találhatók a „szőrsejtek“ fölött is. A maculahám és otolithosmembrana közötti rostok tulajdonképpen mivoltát csak a *Phoxinus laevis* sacculusában sikerült megállapítanom. Ott ugyanis a sacculus végső részében, ahol a saccolithosnak (sagitta) nyele igen közel van a vályúszerűen képződött maculahámhoz, jó rögzítés esetén a rögzítőszerek és további manipulációk hatására semmi elváltozás, zsugorodás, vagy eltávolodás sem történik. Bár itt is vannak elszakadt és az előbb említett formákhoz hasonló rostok, mégis vannak teljesen ép és szépen megmaradt rostok is, amelyek a valódi állapot megtestesítőinek tarthatók.

HELD<sup>12</sup> az Emlősökön végzett vizsgálatai alapján a macula támasztó rostjait azonosnak tartja a CORTI szervben észlelhetőkkel; a Corti szerv támasztó rostrendszerének fejlődésével foglalkozva helytelennek tartja VAN DER STRICHTnek azt a fel-fogását, hogy a külső pillér támasztó rostjai megszakítás nélkül mennek át a membrana basilaris rostjaiba. Ha ezeket a rosto-

<sup>10</sup> HELD (1902) 50. l.

<sup>11</sup> A rostok különállására és rugalmas voltára következtetek abból a tényből is, hogy HELD egy rajzában a szőrsejt belsejében spirálisan csavarodott rost látható.

<sup>12</sup> HELD (1909) 245. l.

kat a Csontoshalak maculáiban található támasztó, vagy más néven fonalka sejtekkel kapcsolatba lépő rostokra vezetjük vissza, úgy VAN DER STRICHTnek kell igazat adnunk.

Szólnunk kell valamit a KÖLLIKER által rejtélyesnek nevezett lamina reticularis-ról, mely a CORTI szervben jelentős képlet, s amelyet N. VAN DER STRICHT, KAISER, HELD és mások különböző Emlős fejlődő és kifejlett macula acusticájában is megtaláltak és leírtak. N. VAN DER STRICHT ezt a sajátos formatiót a záróléc hálózathoz származtatja és HELD<sup>18</sup> finom és különleges rostokból állónak tartja, mely kezdetben szorosan rajta fekszik a sejtek fején, később eltávolodik tőlük és finom rostok által, amelyek radialisan nyomulnak a mélybe, összeköttetésben állnak a támasztósejtek fejével és rostjaival.

Fiatal *Lebistesek* maculáiban, mint már említettem, helyenként látható, hogy a mirigysejtek fölött néha cuticularis bevonat van, azonban kifejezett cuticularis hálózat nem vehető ki. Idősebb, tehát ivarérett és már 1—2 éves állatok macula sacculijában azonban jól látható, hogy a hámsejtek szabad felületén egy határozottan színeződő cuticularis képlet van, mely a hámsejtek közötti részekben rendszerint megvastagodott formában jelenik meg. Ezt a képletet az Emlősök labyrinthusában olyan jelentős szerepet játszó lamina reticularissal azonos képletnek kell tartanunk, melynek hámsejtekhez való viszonya szintén hasonló az ott észleltekhöz.

A macula sacculi hámja azonban a kifejlett *Lebistes*ben némileg más, mint a fiatal állatban. A kifejlett 1—2 éves állatban a macula hámsejtek közül a hengeres mirigysejtek az „érzősejtek” teljes kifejlődésükben mutatkoznak. Szabályos hengeres alakúak, néhol duzzadtabbak és legtöbbször körül vannak véve egy-egy szövetnedvet tartalmazó capillaris tömlővel, mely különböző vastagságú. A „támasztósejtek”, itt már mint keskeny, fonalkaszerű képletek tűnnek fel, melyeket egy igen vékony, haemalaunnaal színezett burok von be. A sejtek azonban apicalis felületükön szétterülnek és az itt található lamina reticularishoz tapadnak.

A lamina reticularis a mirigysejteknek, azaz az „érzősejtek”-nek megfelelő helyeken átluggatott képlet, a lyukakon

<sup>18</sup> HELD (1902) 27, 50. l. és (1909) 265. l.

keresztül kiér a sejtváladék, még pedig jól formált hosszabb-rövidebb nyúlványok formájában.

A lamina ricularis, mely tehát a hal fajfejlődéstani állapotának megfelelően mint keskeny sejtközti hálózat máskor finom hártyaként mutatkozik, megtalálható a macula szélein is, ahol a mirigysejtek már alacsonyabbak, ahol azonban a hálózat helyzete és fejlődése változik. A sorozatos metszeteknek a macula széle felé eső részei, úgy a *Lebistes*ből, mint a *Phoxinus*ból megadták végre a magyarázatot eme sokáig fel nem ismert hálózat mivoltát illetőleg.

A macula szélén sok helyen a hámsejtek igen alacsonyak, sejtestük tömött és egyenletes állományú, benne működés nem látszik. Ezeket a sejteket, basalis részükön szintén körülfogja egy hálózat, mely tulajdonképpen a lamina ricularis folytatása, amely hálózat azonban inkább picrinsavval színeződve sárgásnak látszik és a lamina basalis (membrana basalis) capillarisaival áll összefüggésben. A lamina ricularis hálózatát alkotó capillarisekben azonban soha semmiféle ürteret észrevenni nem tudtam, úgyhogy ezeket tömör érfalaknak kell tartanunk, melyek néhol egészen sajátságosan alakult hámfölötti képleteket formálnak, máskor pedig az otolithos koronggal is összefüggésbe jutnak.

Valószínűleg azonos lesz ezekkel az a „Randwabenwerk“, melyet WERNER<sup>14</sup> a *Cottus scorpius* és *Gobius jozo* sacculusában írt le, melynek szerepét azonban nem ismeri.

Ha a vizsgálatok folyamán megtekintett nagyszámú rost természetéről kívánunk számot adni, azokat kapcsolatba főként a *Phoxinus*on tett megfigyelések alapján kétféle eredetűnek tarthatjuk:

1. olyanok, amelyek az érfalaktól jönnek és mennek előbb a basiláris hártyához, majd a hámon keresztül az otolithos-membranához, 2. olyanok, melyek a koponyán kívüli erős rostokból jönnek és szintén a labyrinthusfalon keresztül érnek a hámba és a hámon át az otolithosmembranába. A lamina basalis (membrana basalis) fala azonban olyan közeg, melyben lefutásuk nem állapítható meg egészen biztosan, mert szorosan összeolvadnak egymással, azonban a belépésük és hasonló rostok kilépése igen.

<sup>14</sup> WERNER (1928) 522, 523. l. és 528. l.

Miután felfogásunk szerint a kívülről jövő rostok a hangvezetés szolgálatában állnak, amelyek a kopolyúüreg belső felületétől a középfül csontjainak közvetítésével, (melyek közül a protocolumellát már korábban leírtam<sup>15</sup>), a foramen sacculihoz és lagenaéhoz és ezeken keresztül a maculákhoz, majd az otolithosmembranáig jutnak, ahova az idegekből a neurofibrillák is felérnek, arra kell gondolnunk, hogy az érfalak is vezetik a hanghullámokat, továbbá arra, hogy a maculák és általában a vestibularis készülék a vérkeringésnek is érzékszerve, amely talán a pulzálás által előidézett igen finom rezgéseket képes tapintani, megérezni. Az sem lehetetlen azonban, hogy a labyrinthus tónus-hatása az erekkel szemben is megnyilvánul. Ezekkel a kérdésekkel még tovább foglalkozunk és megismerésükhöz kísérletekkel kívánunk közelebb jutni.

##### 5. A maculahám és otolithosmembrana közötti tér.

Már RETZIUS megállapította, hogy a maculahám és az otolithosmembrana igen könnyen elválnak egymástól és ezért nehéz a kettő közti viszony tanulmányozása. Ha az eddigi vizsgálók ide vonatkozó képeit tekintjük, általában azt látjuk, hogy a maculahám és otolithosmembrana között hézag mindenütt van, néha olyan nagy ez, hogy az otolithosmembrana és maculahám közötti távolság túlhaladja a hám magasságát is, ami pedig jelentős távolság. Ilyen látható pl. WITTMACK 1917—19. 15. tábla 6. ábráján a macska macula-acusticájából.<sup>16</sup> Ugyanígy látunk STUDNIČKA ismert macula képén a *Petromyzon*-ból.<sup>17</sup> Azonban e képek egyike sem tünteti fel a természetes viszonyokat, hanem a hám és a membrana eltávolodásának eredményei. A zsugorodásra beálló szétválásnak megfelelően műterméknek kell tartanunk a kettő között található különböző képleteket is, így a hallószőrökből létrejött rost hálózatot és a nagy plasmagömböket is. Tulajdonképpen pedig ezek a készítmények képezik leghívebb kifejezőit azoknak a jelenben érvé-

<sup>15</sup> FARKAS (1938) 411. és következő lapok.

<sup>16</sup> Szintén ez a kép van felvéve ECKERT—MÖBIUS (1926) i. m. 311. l. 66. ábrán, más magyarázattal.

<sup>17</sup> STUDNIČKA (1912) 11. ábra az 551. lapon.

nyes elméleteknek, melyek az otolithosmembrana keletkezését megmagyarázni igyekeznek.

Tapasztalataink szerint friss állapotban vizsgált készítményekben hézag a macula és otolithosmembrana között nincs, mint ahogy nincs hézag a crista hámja és a capula között sem, mint azt már korábban WENIG<sup>18</sup> a friss állapotban kipraeparált *Tinca vulgaris* cristákon bebizonyította. Ennek megfelelően jól rögzített készítményekben szintén nem volna szabad, hogy hézag legyen. Ilyen helyzet azonban a legjobb készítményben is, amilyennek általában a subl.-osmiummal rögzített *Lebistes* anyagunkat tarthatjuk, csak ritkán fordul elő. A készítményekben levő szövetféleségek ugyanis különböző módon húzódnak össze, nemcsak a rögzítőszer hatására, de rögzítés után az alkoholok és többi intermediumok hatására is, úgyhogy kisebb elválások még a legjobb rögzítésnél is vannak. Ezeknek helyes felismerése irányítja további megállapításainkat.<sup>19</sup>

Készítményeimben először azokat a helyeket vizsgáltam, ahol az ú. n. otolithosmembrana még igen gyengén fejlett és vékony réteget alkot, amely állapot főként a macula szélén található.

Az otolithosmembrana ugyanis a mikrotechnikai beavatkozásokra bekövetkező egyenlőtlenségeken kívül még a váladék mennyiségének különbözősége szerint is hol közelebb, hol távolabb van a mirigyhámtól. Ahol csak egy kevésbé távolodnak el egymástól, ott a kettő között levő különböző képletek jól kivehetők és felismerhetők, ahol azonban nagyobb az eltávolodás, a közbeeső szövetelemek elszakadnak, vagy elfoszlódnak. A maculahám és az otolithosmembrana viszonyának megítéléséhez tehát igen fontos az említett lehetőségek mérlegelése, ami úgy látszik a búvárok nagy részénél figyelmen kívül maradt és azok is, akik figyelembe vették (WENIG pl.) mégis rosszul rögzített készítményeket publikáltak. Az olyan helyeken, ahol nincs teljesen kitöltve az otolithosmembrana és hám közötti terület a

<sup>18</sup> WENIG (1919) i. m. 333. 1. 2. ábra.

<sup>19</sup> Az otolithos és macula viszonyáról egy korábbi dolgozatomban már tettem említést, (FARKAS 1938. 407. és köv. lapok), azonban az ottani megállapítások csak néhány metszetnek kis nagyítással történő vizsgálata után és nem a sorozat összes metszeteinek immersios lencserendszerekkel való vizsgálata alapján történtek.

jellegzetes, meglehetősen erős fénytörésű és homogén váladékanyaggal, mely lehetetlenné teszi a benne levő elemek distinctióját és ahol az otolithosmembrana még igen vékony, ott olajbarmártó lencsével vizsgálva teljes biztonsággal felismerhető, hogy a hám felületén kb.  $1.2-1.5 \mu$  széles ürterű finom capillaris metszetek vannak, melyek a hám felületével párhuzamosan haladnak és a hámba kissé be is nyomulnak. Ezek nyilvánvalóan részei egy terjedelmesebb capillaris hálózatnak. Vannak azonban olyan capillarisok is, amelyek neki mennek a vékony otolithosmembranának és beléje olvadnak. Hogy ezek a finom capillarisok valóban az otolithosmembranában futnak, azt olyan helyeken láthatjuk, ahol a vékony otolithosmembrana metszet lapjára fordul. Jellemző azonban, hogy itt a finom otolithosmembranában a capillaris fal erős konturú, sötétkékre színezett. Teljes biztonsággal megállapítható tehát, hogy az otolithosmembrana alkotásában finom capillarisok vesznek részt, melyek az alatta levő hámból jönnek, finom hálózatot alkotnak és amelyek között üvegszerűen átlátszó, helyenként rostokkal átszőtt hártyaszerű vékony lemez tölti ki.

Az otolithosmembranába belépő capillaris erecske a hámon keresztül összeköttetésben van a hám alatti homogén és halványkékre színeződő vastag szövetréteggel, amelyben és amelyből kilépően capillarisok biztosan megfigyelhetők. Sok helyen találhatók e falrészben vastagabb vérerecskék is, melyek vértartalma igen jól látszik. Találunk kis vérereket abban a syncytiumban is, melyben ez a vastag lemez fekszik és amely ezt a lemezt a porcos koponyafaltól elválasztja. Végigkísérve a sorozatos metszeteket, megállapítható, hogy ez az érfalakból összetett lemez azonos a maculahám *u. n. basalis membránájával*, amely tehát capillarisokkal helyenkint összeköttetésben áll a hám feletti vékony hártyával.

A hám és vékonyhártya között rostokat is találunk, melyek valamivel vastagabb talppal tapadnak a hártyához. A rostok eredete szintén a hám alatt van, de a hámsejtben nem követhető. Az otolithoshártya és a hámfal között található elemek tehát elsősorban vérercapillarisok és rostok. A rostok jöhetnek a hámsejteken keresztül, de inkább a hámsejtek között és festődésük után ítélve kétfélék, *u. m. haemalaun*nal színeződők és savanyú festékekkel színeződők. E rostok egy része valószínű-

leg azokhoz a fajta rostokhoz tartoznak, melyeket WERNER szegélyrostoknak (Randfaserung) nevezett. A szegélyrostok WERNER vizsgálatai szerint különböző halaknál igen nagy fejlettséget érnek el és valószínűleg arra valók, hogy az otolithosokat a fej helyzetváltozásai alkalmával szilárdan tartsák (559. l.). A *Lebistes*-ben ezek a rostok kevésbé fejlettek, még az idősebb példányok sacculusában is, de fejlettebbek a lagenában.

A maculahám és otolithoshártya között levő elemek az olyan helyeken, ahol még kevés van belőlük és ahol a maculahám és otolithosmembrana közt kis hézag van, igen jól láthatók, ahol azonban szorosan a hámon van a hártya, avagy a kettő között az eléggé consistens mirigyes váladék tölti ki, nehezen vehető ki. Ha azonban az otolithoshártya és a maculahám erősebben távolodnak egymástól, a köztük levő részek megnyúlnak, elszakadnak és létrehozzák a különbözően nyújtott, elszakadt és a fonalkásan kihúzott mirigytermékekkel bevont képleteket, amelyeket tehát legalább a halakon végzett vizsgálataink alapján műterméknek kell tartanunk. Ez az állapot az, amellyel az eddigi szerzőknél legtöbbször találkozunk.

#### 6. A maculahám és az otolithosmembrana viszonya.

Jóval nehezebb már a maculaterület analízisa, mely igen bonyolult viszonyokat tüntet fel. A maculában azonban, mint az a sorozatos metszetekből látszik, két olyan kisebb hámrész van, ahol az általánosan ismert viszonyoktól eltérő állapotok vannak és a capillarisok feltűnő nagy mennyiségben hatolnak át a maculából az otolithosmembranába. Egyiket mutatja az I. tábla 3. kép, másikat az I. tábla 1. és II. t. 9. képen láthatjuk, mindkét kép kiindulásul szolgál az otolithosmembrana igazi mivoltának megismeréséhez.

##### a) Az otolithoskorong.

Az I. tábla 3. kép a macula hátsó ventralis széléből való, kevésbé beljebb, mint ahol a regio secretoria átmegy a maculahámba. Itt a maculahám hirtelen nagy vastagságot ér el és majdnem merőlegesen végződik. A vastagságot nemcsak a macula

szöveleinek meggyarapodása okozza, hanem az a sok, belőle kilépő capillaris és ezekkel vegyesen nagyobb mennyiségű rost, (f), melyek hámból kijöve az otolithosmembranába lépnek, illetőleg az otolithosmembranát alkotják oly módon, hogy a hám felületével párhuzamosan haladóan szétterülnek és egy capillarisokból és rostokból álló hálózatot alkotnak. Úgy a rostok, mint a capillarisok között egy meglehetősen tömör homogen állomány, a macula hámsejtjeinek váladéka tölti ki, miért is a beléje ágyazott elemek festődése kevésbé szembevető. A maculahám ezen a részen nagy összevisszaságot mutat. A hámiban alig találunk kifejtett „érzősejtet“, mely duzzadt voltáról és nagy kerek magjáról azonnal felismerhető. Annál több olyan magvat látunk azonban, amelyek a fonalkás, vagyis a támasztósejtek magjának felelnek meg.

A membrana basalis (*mb*), mely a lagena regio secretoria részében egy egyenletes, összefüggő és vastag lemez volt, itt, miként a 3. képen is látható, elvékonyodik és összefüggését rajta áttörő capillarisok és rostok szakítják meg. A capillarisok a basalis lemez fölött lakunákba szélesednek ki és igen bonyolódott csatornarendszert alkotnak. Eredetük a basalis lemez alatt levő és a macula közepe felé igen nagy mértékben megvastagodott falrészben keresendő, de a nagymennyiségű ideg-, ér- és rost-szövet miatt nehéz megtalálni. Amennyire meg lehetett állapítani, a maculán keresztül ide belépő capillarisok arra az érre vezethetők vissza, mely a nyúltvelő alatt húzódik végig. (Arteria basilaris GRODZINSKI szerint<sup>20</sup>).

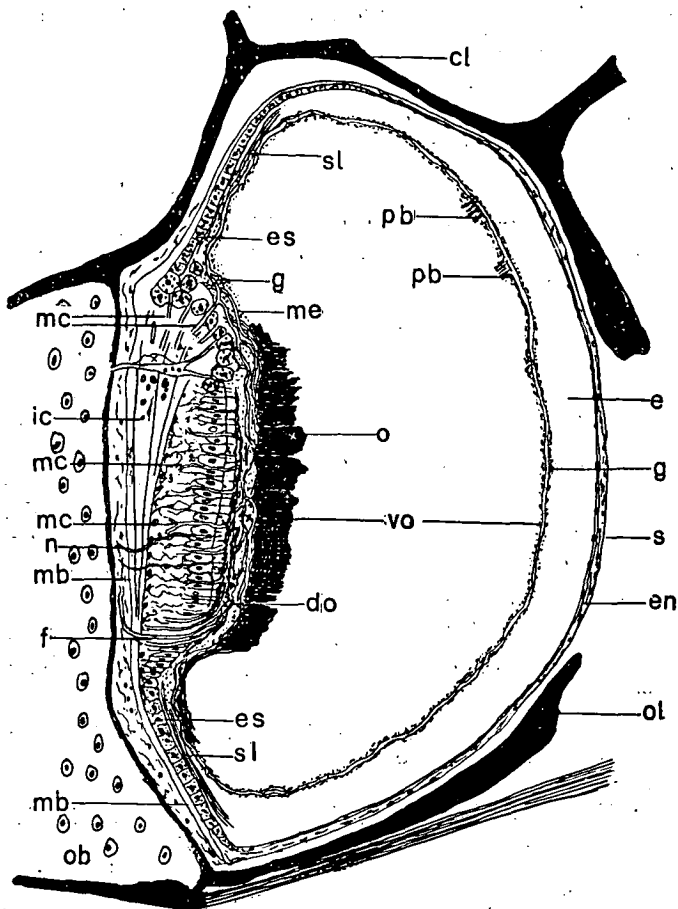
A maculahámot és az otolithosmembranát összekötő, sűrűn egymás mellett merőlegesen felfelé futó capillarisok az otolithosmembranánál, merőlegesen a membránára éppen úgy megtörnek és szétágaznak, miként az eddigi szerzők azt a hallószőrőkre mondták. A membrana hálózatát tulajdonképpen a capillarisok alkotják. Az otolithosmembrana, mely erős színeződése, durva rostozata által igen jól feltűnik, tehát nem hallószőrőkkel, sem az érzősejtekkel van összefüggésben, de annál inkább a sejtek közt feltörő capillarisokkal és rostokkal, melyek

---

<sup>20</sup> L. BRONN'S CLASSEN u. ORDNUNGEN VI. k. 1. szakasz 2. könyv 2. rész 40. l.



szintén e hálózatba nyúlnak be. A hálózat közeit, mint említettem, a hámsejtek által kiválasztott homogén váladékanyag tölti



2. ábra.

Keresztmetszet a macula lagenaé hátsó végéből. cl = a labyrinthus csontos tokja, do = otolithoskorong, e = endolympha a lagenafal és otolithoshólyag között, en = a lagena bélelő lapos hámja, es = epithelium secretoricum, f = az otolithoskorongot alkotó capillarisok és rostok kötege, g = kocsonyaanyag az otolithoshólyag falán, ic = capillaris tölsér a membrana basálisban, mb = membrana basális, mc = microcapillarisek a membrana basálisban és a maculahámiban, me = microcapillarisek az otolithoshólyagban, o = otolithos, ol = occipitale laterale, pb = kezdődő otolithospálcikák, s = a lagena külső fala, sl = váladék lamellák, vo = otolithoshólyag. (Látható az otolithoskorong és az otolithoshólyag keletkezésének különbözősége.

ki. Ami e hálózat kiterjedését illeti, megállapítható, hogy az a maculák széléig terjed.<sup>21</sup>

Az otolithosmembranának hálózatos szerkezete azonban nem vehető ki mindenütt egyforma élességgel, mivel nagy pigmentumsejtek vonják be a capillaris ereket, minek következtében ez a macularész a nagyító alatt, még különbözően festett készítményekben is a pigmentumsejtek természetes színezete után barnának látszik, a fényképen pedig szabálytalan fekete foltoknak mutatkozik. (I. tábla 3.4.5. kép.)

Végigkísérve a metszetsorozatokat, megállapítható, hogy ez a vastagabb párnaszerű otolithosmembrana, amelyet ezután otolithoskorong-nak (*do*) nevezünk, mivel korongalakú és a maculahám széléig terjed, nem egyedüli alkotója a hám fölötti hálózatrendszernek, a szerzők által általában otolithosmembranának nevezett képletnek. A vizsgálatokhoz használt fiatal *Lebistes*ekben jól látható, hogy az otolithoskorong alkotta hálózat felett még egy más hálózatrendszer van (I. t. 3.4.5.7. kép *vo*), mely szerkezetileg is különbözik az otolithoskorongtól. A felső réteg egy jóval gyengédebb állományú, finom hálós szerkezetű kocsonyanemű anyagból áll, amelyben különböző nagyságú capillarisok vehetők észre. A capillarisok nagyjában párhuzamosan haladnak a maculahám felületével, a macula területe fölött

<sup>21</sup> Közbevetőleg kell megemlítenünk, hogy HELD (1909) az Emlősök füllabyrinthusának vizsgálata folyamán (263. l.) a nyulifetus macula acustica sacculijánál a hám fölött szintén megtalálta az otolithos membránát, mint egy sajátos hálózatot, mely összeköttetésben van a hallószőrökkel és finom fonalak által a támasztósejtek fejével, de inkább a ragasztóléccel. Érett fetusban talált azonban ezeken a fonalkákon kívül nagy számban olyan rostokat is, melyek felül a cupularétegbe (otolithos membránába) vesznek el, alul pedig a hámmal vannak összeköttetésben. Ezeknek a rostoknak keletkezését és fejlődését nem tudja ugyan megállapítani, de valószínűnek tartja, hogy ezek a cupulának ismeretlen okból erősebben fejlődött és erősebben festődött tapadórostjai. Munkájában a 13. tábla 27. rajza a jobb szélén, ahol ezeket a képleteket jelzi, olyan képet tüntet fel, amelyből arra kell gondolnom, hogy a különleges képletek hasonlóan a Halakban észlelt állapothoz, a hámból cupulába, illetőleg helyes elnevezéssel az otolithosmembránába belépő capillarisok. Erre a feltevésre nem csak a *Lebistes*ben észlelt viszonyok analógiája jogosít fel, hanem az a tény is, hogy HELD capillarisokról sehol sem tesz említést és a hámban sehol nem is rajzol. Már pedig hogy ilyenek az Emlősök maculájában ne lennének, az egyenesen képtelenség.

vastagabb réteget is alkotnak, de nem szűnnek meg a maculahám szélén, hanem tovább mennek és az egész lagena belsejét kitöltik, mint egy vékonyfalú belső lagenahólyag.

Ez a réteg, illetőleg ez az egész belső hólyag az, mely vizsgálataim szerint tulajdonképpeni létrehozója az otolithosnak. Ez a belső hólyag azonban nem azonos az eddigi szerzők otolithosmembranájával, sem pedig az eddigi szerzők otolithosmembranája, azaz a korongszerű, szélein vékonyodó, kocsonyás, rostos képlet, mely a maculák széléig terjed, nem képezője az otolithosnak. Az általánosan otolithosmembranának nevezett képletben tehát alakilag, szerkezetileg és működésileg két jól elkülöníthető részt különböztetünk meg; ú. m. egy párnaszerű alsó részt, az otolithoskorongot és egy hólyagképpen alakult felső részt, az otolithoshólyagot, amely mint otolithosburok szintén vérercapillarisokból lesz, de teljesen különböző eredetű az otolithoskorongtól, mint az a következőkből kitűnik.

#### b) Az otolithoshólyag.

A legbelső kocsonyás buroknak, az otolithoshólyagnak eredetét abban a falrészben találjuk meg, amelyet mint basális lemezt (*membrana basalis*), érfaleredetűnek tartunk, s amelyben capillarisokat már korábban is leírtunk. A macula szélén még egységes és homogén a basális lemez, amelyben itt-ott capillarisok láthatók, azonban feljebb, a macula közepe táján megvastagodik és kiszélesedik, miáltal a maculahámban egy, a lagena ürterébe domborodó duzzanat keletkezik (I. tábla 1. kép *t* és II. tábla 8. kép *t*), melyet kubikus mirigyhámsejtek borítanak be. A basális lemezben, mintegy vastag érfalban a hosszában futó capillarisok a duzzanat felé tölcészerűen kiszélesednek, (*ic*) s aztán a felület felé haladtukban sajátságos módon elágaznak, úgyhogy végül ecetszerűen szétterülve a duzzanat felületén levő kubikus mirigyhámsejtek közé hatolnak (*mc*).

A kubikus mirigyhámsejtek között és mirigyhámsejtek fölött kisebb-nagyobb lakunák (*l*) vannak, melyek helyenkint a hámsejteket egymástól, helyenkint pedig a hám fölötti gallertállományt (*g*) a hámsejtektől választják el. A hám összefüggése ennek következtében elég laza, mint az az 1. képen látszik. A homogén falrészben levő ecetszerűen helyezkedett capillarisok

(*mc*) részben a lakunákba nyílnak, részben azonban keskeny gallerthíidakon átmennek a gallertanyagba, mely a duzzanat felületén vastag rétegben képződik ki. A gallertrétegben azonban már másként mutatkoznak a capillarisok, mint amilyenek a homogén falrészben látszottak. A homogén duzzanatban a capillarisok fala ugyanis nehezen vehető ki, igen vékony, gyengén színeződik és egyenes, mintha vonalzóval volna húzva, a kocsonyás anyagban vastagabb, amennyiben haemalaunnaal erősebben is színezett és hol duzzadt, hol pedig szűkebb ürterű. A hámsejtek között és felületükön a lakunákban pigmentumsejtek is találhatók, amelyek különböző irányba nyújtványokat bocsátanak. Amint élőállatok frissen kivett labyrinthusának vizsgálatából kiderült, a pigmentumsejtek kétfélék: sötétbarnák és sárgák. Az itt található pigmentumsejtek a sárgák közé tartoznak. A pigmentumsejtek magja jellegzetes szerkezetbeli elváltozásokat mutat, mely változások szabályosságából határozott magsecretióra, továbbá a pigmentumsejtek secretiós tevékenységére következtethetünk. Megemlítendő azonban, hogy a sárga pigmentumsejtekben a szemcsék sajátosságos, a BROWN-féle molecularis mozgáshoz hasonló mozgásokat végeznek, amely azonban lassankint megszűnik. A mikroszkopikus képek általában azt mutatják, hogy a gallertállomány, mely tehát az otolithoshólyagot vastag, kocsonyás falú hólyaggá teszi, nagyrészt a hámsejtek secretiós tevékenységének eredménye. Hogy azonban a pigmentumsejteknek milyen szerepük van, azt egyelőre megállapítani nem sikerült. Nagy jelentőségük azonban kétségtelen.

A duzzanatban (*t*) levő tölcsérszerűen formált szélesebb capillarisokban (*ic*) viszont jól látható, hogy az ide bekerült vérelemek magvai erősen átalakulnak, felduzzadnak, majd elhalványodva feloszlanak, állományuk tehát a capillarisok ürterében feloldódva van. A capillarisok alakulása ugyanis a basális lemez duzzanatában olyan, hogy az egész apparatus mintegy varsaként szerepel a beléje kerülő vérelemek számára, mert a tölcsérszerű kitágulásból eredő ú. n. microcapillarisokba<sup>22</sup> már nem tudnak belejutni és abban továbbmenni.

<sup>22</sup> Microcapillarisoknak nevezem a korábbi vizsgálataimban használt elnevezéshez híven azokat a szűk ürterű hajszálereket, melyeknek ürtere szűkebb, mint a legkisebb formált vérelem.

Ebben a capillaris varsában a vérelemek megrekednek, elpusztulnak, amennyiben előbb sejttestük, majd aztán magjuk is szétesik és a magállomány feloldódva a gallertben levő capillariskba jut, s ott felhasználódik. A gallertben levő szélesebb capillariskban pedig jól látható, hogy a falhoz tapadva kisebb rögök, szabálytalan szemcsék vannak, melyeket fonalkás állomány köthet össze egymással. A szemcsék sötétkékre színeződnek haemalaunnal. A kocsonyában levő capillariskok fala igen gyakran harmonikaszerűen alakul, ami valószínű a rögzítés hatásának eredménye. Legtöbbször a kisebb capillariskok fala vastag és sötétkékre színezett. Nyilvánvaló, hogy ezt a vastagodást a falra kicsapódott belső tartalom adja, amely erősen színeződik haemalaunnal. Az itt talált mikroszkopiumi struktúrákból és festődésből viszont azt a következtetést vonhatjuk le, hogy az otolithosállomány alkotásában magállomány igen nagy mennyiségben szerepel, mint azt HERZOG is feltételezte. Látunk a basalis membrana duzzanatában még egy háromágú capillarist is (2. ábra és II. tábla 9. kép), amely keresztezi a capillaris varsarendszer irányát. Ez a capillaris a koponyacsontból ered, közepe felé szélesedik és két keskenyedő ága a felületnek hatolva szintén a felületi lakunarendszerben vész el. Miután egy sinuosus kitágulás (x jelnél) útján összeköttetésben áll a tölcészerű kitágulással (*ic*), ezeket a capillariskokat tápláló berendezésnek kell tartanunk, mely anyagot szolgáltat a varsarendszerbe tartozó capillariskoknak.

A gallertállományban tágabb és szűkebb ürterű capillariskokat találunk, melyek közül a tágabbak, mint az az I. tábla 1. képen és 2. ábrán látható, a duzzanat felületével párhuzamosan haladnak és egy capillaris hálózatot képeznek. Ezek a capillariskok azonban nem szűnnek meg a maculák szélén, miként az alatta levő otolithoskorong capillariskjai, hanem a maculák szélén túl is folytatódnak és egy nagy hólyagot alkotnak (*vo*).

A hólyagnak a fala szélesebb ürterű capillaris erek hálózatából (II. tábla 10. kép *mc*) és a hálózat közeit kitöltő, majdnem üvegszerűen áttetsző, haemalaunnal és más festékekkel alig színeződő hártýából áll, melyet különböző vastagságú rostok hálózata jár át. A rostok azonban erősen színeződnek haemalaunnal (II. tábla 10. kép), az *mc*-k közötti terület).

Ez a labirintusban levő belső burrok, az otolithos h

ly a g, (I. tábla 1.6. kép és II. tábla 10.11. kép vo), melynek jelenléte idáig ismeretlen volt, igen finom alkotású és gyöngéd képlet, amely a mi készítményeinkben sem mutat mindenütt összefüggő réteget, mert a mikrotechnikai beavatkozásokra megkeményedve törékennyé válik. Vastagsága a macularis részben 12—15  $\mu$  és a szélek felé folyton vékonyodik. A hólyag fala az antimacularis részben már csak 1.0—1.5  $\mu$  vastagságot ér el, kettős falú és lépresszerkezetű. Azokon a helyeken, ahol ez a vékony hólyagfal lapjára fekszik, (II. tábla 10. kép) olyan képet mutat, mint amelyet a szövettanban általában növekvő szöveteknél gyakran találunk. Ilyennek vázolja pl. FLEMMING a tyúk area vasculosajából való felületi metszetet egy érhálózatán keresztül,<sup>23</sup> de hasonló az otolithoshólyag falának szerkezete ahhoz a szerkezethez is, amelyet ZIMMERMANN Golgi-eljárással a kifejtett endotheliumoknál írt le. Sejtmagvak azonban az otolithoshólyagban nem találhatók.

A finom rostokból álló hálózat, mely az otolithoshólyag falát behálózza, valószínűleg szintén az otolithoshólyag falát alkotó capillarisoktól ered, és nem ezektől függetlenül különálló finom rostokból képződik. Tény az, hogy az otolithosok képződése ebben az otolithoshólyagban megy végbe, mégpedig a capillarisok útján a vérfolyadékból, a vérelemek magállományának felhasználásával.

### 7. Az otolithos képződése.

Az otolithosok képződése az otolithoshólyagban a macularis félben indul meg előbb és ott már meglehetősen vastag réteget ér el, amikor az antimacularis hólyagfalban még alig látszik valamelyes otolithosállomány. Azonban éppen ezáltal válik lehetővé, hogy a képződést biztosan megállapítsuk, amennyiben az a hólyag falában megy végbe. A gallertállomány kivétel nélkül minden Gerinces állatnak belső fülében, annak maculáin megtalálható, de a különböző szerzők hol a hámsejtek secretiójára, vagy magukra a szétesett hámsejtekre, (KAWANO, HERZOG), hol a hallószőrökre (STUDNIČKA, WITTMACK), hol a tá-

<sup>23</sup> BENNINGHOFF, a MÖLLENDORF: Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen. c. mű VI. k. I. r. 9. l.

masztósejtekre, (KOLMER), hol a hámsejtek közötti állományra, (VAN DER STRICHT), hol kocsonyás fonalakra („gallertige Fädchen aus dem Epithel“ NISHIO), kapcsolatban az endolympha kémiai megváltozásaival (WITTMACK, NISHIO) vezetik vissza. Most a *Lebistes reticulatus* Csontosshalban pontosan meg lehetett állapítani, hogy a gallertállomány váza a capillaris vérereknek és ezzel kapcsolatos rostoknak hálózata, egy kifejezetten elkülönült hólyag, mely már természeténél fogva maga is kocsonyás állományú, de amelynek kocsonyás anyagát legnagyobb részt a mirigyes hámsejtek produkálják.

Mivel az otolithoshólyag zárt terület, egészen más természetű folyadékot tartalmaz, mint amilyen az endolympha, vagy liquor labyrinthi, amelynek ilyenformán az otolithos képzéséhez semmi köze nincs és amely a mikroskopium alatt is teljesen eltérő fénytörésűnek mutatkozik, mint az otolithoshólyag tartalma. Minden olyan feltevést tehát, mely az otolithosok képződését az endolympha kémiai megváltozásával kapcsolatban mészállomány kicsapódásnak fogja fel, amely a hámsejtek által már korábban kiválasztott kocsonyaanyag felületén jön létre, tévesnek kell mondanunk, mivel az otolithos képződése a vér folyadékából történik. Természetes, hogy e leletek után kétkedéssel kell fogadnunk HENSEN, v. NOORDEN és NISHIO-nak ama, halakon tett megfigyeléseit, hogy az otolithos kezdő képletei álca állapotban, illetőleg már a tojásban is megvolnának.

NOORDEN szerint (i. m. 237 l.) a hering tojásban már a megtermékenyítés után 48—50 órára lehetett látni a hallóhólyagban mészlerakódások első nyomait. A mészlerakódások szerte a hólyagban valószínűleg a hallószőrökön ülnek.

NISHIO pedig a *Betta splendens* tojásaiban kb. 100-szoros nagyítással rajzol aránylag nagy, gömbölyű szemcséket és szemcsecsoportokat, melyeket az otolithosok különböző fejlődési formáinak tart, melyek előbb két, majd három ponton lépnek fel és állandó helyzetben vannak. Ez a megállapítás (l. i. m. 42. l. 6. rajz és a 45. l. 10. rajz) annál inkább feltűnő, mert a *Betta* a Cyprinodontiák közül való, tehát ugyanabból a familiából, melybe a *Lebistes* is tartozik. Statolithosok fellépését állapítja meg a *Rhodeus* 6 mm-es embriójában és más Csontosshalak álcaiban is és ezt az egyensúlyozás szükséges voltával magyarázza, amelynek bizonyos mértékben már

akkor kell funkcionálni, amikor az állat tájékozódás végett önálló mozgásokra van utalva. Ez utóbbi megállapítása azonban otolithosokkal történő összekapcsolásban teljesen helytelen.

Miután az otolithos, illetőleg otoconiumok az összes Gerincesben a maculák fölötti kocsonyaanyagban, illetőleg annak fölületén képződnek, feltételezhetjük, hogy az otoconiumok is hasonló módon jönnek létre, mint ahogy azt a *Lebistes*ben igen biztosan megállapíthatjuk.

Az otolithos képződésének kezdeti állapotát a következőkben vázolhatjuk:

A kocsonyás hólyagfalban, különösen annak caudalis részében közepes nagytípusú vizsgálva, igen gyakran találunk haemalaunnaal sötétkére színezett szemcséket és szabálytalan szemcsecsoportokat, melyeket az otoconiumok kezdő formáinak tartottak már STUDNIČKA, WITTMACK és HERZOG is. Biztosabb felvilágosítást nyerünk azonban, ha az otolithoshólyag laterális, tehát antimaculáris falának keresztmetszeteit vizsgáljuk (I. tábla 6. kép és II. tábla 11. kép). Itt jól láthatjuk, hogy a hólyag falára merőlegesen, azonban a hólyag belseje felé irányulva, először egy-egy finom csővecske sarjad elő, amelyeknek átmérője különböző lehet. A kis csővecskének végén aztán megjelenik egy sötétkére színezett szemcse, az otolithosállomány, mely gyarapodva gyűrűalakban fogja körül a capillaris végét. Vannak azonban szélesebb csővecskék is (I. tábla 6. kép *pb*), amelyek mintegy talppal ülnek az otolithoshólyag falán, s amelyek szintén kitöltődnek haemalaunnaal igen sötétkére színezett anyaggal, az otolithos anyagának első kezdetével, s mint kis cövekek látszanak. A kis cövekszerű képletek közepén egy vékony csatorna, illetőleg rost is észlelhető. Az otolithoshólyag falában levő rostok szintén befele nőnek és elmeszesednek, úgyhogy ezek kezdetben úgy ülnek a hólyag falán, mint a sporozoitisek a maradék testen. Azt végleg eldönteni nem sikerült, hogy ezeknek a képleteknek elmeszesedése miként történik, kétségtelen azonban, hogy a falból szivárog ki hozzájuk az átitató anyag (II. tábla 11. kép *pb* felső).

A további otolithosfejlődés a maculáris hólyagfalon észlelhető inkább, ahol a mészállomány képződése jóval előbbre haladott és az otolithos már vastagabb rétegben képződött ki. Itt jól látható, hogy capillarisok mélyen behatolnak az otolithosba,



amiből következik, hogy az otolithosok mészanyagának kiválása a vérfolyadékból történik a capillaris erek mentén, mint amelyek legkisebb tartalom mellett a legnagyobb felületet szolgáltatják a vérfolyadék számára. A capillaris erecskék és rostok befele lassan növekednek és növekedik ezzel együtt az otolithos vastagsága is. Ilyenformán ezeket a befele növvő capillarisokat és részben a rostokat is, azonosnak kell tartanunk azokkal a rostokkal, melyeket RETZIUS is leírt (i. m. 93. l.) és amelyek szerinte a centrumtól a periferiáig tartanak. A KRIEGER által leírt pálcikák (bacilli) pedig azokkal az otolithoselemekkel lesznek azonosak, amelyek egy capillaris körül mint egysége-sebb mészkiválás, a tengelyben levő organikus állománnyal egy mészpálcikát alkotnak.

Mindazáltal az otolithosképződés módja még ezekben nincs kimerítve, de megállapítható, hogy már kezdetben is különböző morphologiai mészelemekből áll. Hátra van még az igen szabályos concentricus rétegezethez és a különböző otolithosokban észlelhető eltéréseknek ismertetése és magyarázata. Ezt a kérdést azonban nem részletezzük, csak azt említjük meg, hogy mivel a regio secretoria mirigytermék szemcséi is mutatnak néhol haemalaunnaal sötétkére színeződést és a szemcséknek az otolithoshályog falára rétegekben történő ráakodása szintén észlelhető, ezeknek is részt kell tulajdonítanunk az otolithosoknak nem annyira képzésében, mint inkább növelésében. Az kétségtelen, hogy maga az otolithos nem mutat minden részében egyforma felépülést és hogy az otolithoshályog jelenléte egy bizonyos időn túl nem észlelhető.

Ha vizsgálataim eredményét összehasonlítom a STUDNIČKA-éval, azt kell mondanom, hogy az otolithos és otoconiumok képzése a *Petromyzon*-ban és *Ammocoetes*-ben lényegében hasonló módon kell hogy történt legyen, mint ahogy azt mi a *Lebistes*-nél vázoltuk. Az ott talált otolithoskéreg (Otolithenrinde) azonos a mi otolithosburkunkkal, az otolithoshályaggal, de helyes felismerése, bár jóval vastagabb, mint a mi esetünkben, a STUDNIČKA készítményeinek erős zsugorodása miatt nem történet meg és ezért tarthatta STUDNIČKA ezt a nyálkaszerű burkot szintén a hallószőrök protoplasmaticus anyagára visszavezethetőnek. (i. m. 559. l.)

Az a körülmény viszont, hogy az *Ammocoetes*-ben az oto-

lithos teljességében is kocsonyás lehet, arra enged következtetni, hogy a többi Gerinces állat kocsonyás állományán is képződhetett vékony, capillaris hártya, mely azonban a sok rossz technika mellett, melyekkel e szerv vizsgálatánál az irodalomban szelvében-hosszában találkozunk, szintén észrevehetetlenné változott.

Vizsgálataim e részének leglényegesebb eredményét tehát annak a ténynek megállapításában látom, hogy az otolithosok az endolymphától és „érzősejtek”-től függetlenül az érrendszer által, tehát mesodermális elemek által képzett szervei a belső fülnek, s mint ilyenek összehasonlíthatók a szem alkotásában résztvevő, részben mesodermális eredetű üvegtesttel.

Az ektodermális eredetű labirintusban egy egészen különálló mesodermális készülék, az otolithoskészülék fejlődik ki, melynek részei: 1. az otolithoskorong, 2. az otolithoshólyag és 3. az otolithos vagy otoconium.

#### 8. Az otolithoshólyag embryonalis állapota.

Az egy-két napos *Lebistes reticulatus* példányban végzett vizsgálatok szintén igazolják azt a még nem egészen kifejtett állaton tett megfigyelésünket, hogy az otolithosokat létrehozó hólyag vérercapillarisokból képződik. A nem egészen fejlett, azaz még nem ivarérett állaton tett ama megállapításunk pedig, hogy a saccolithos és a többi otolithos is a halban annak 4—5 hónapos koráig még nincs teljesen kifejlődve, világos bizonyíték amellet, hogy az otolithos statikus, vagy dinamikus hatása, melyet a bűvárok egybehangzóan annak magas specificus faj-súlyából következtetnek, nem függhet össze ezzel és hatása más kell hogy legyen, mint ahogy azt az eddigi elméletek tartják.

Nem állhat meg tehát sem a BREUER és MAXWELL-féle csuszamlási elmélet, sem a QUIX és TENAGLIA-féle nyomási elmélet, sem pedig a MAGNUS és DE KEYN-féle, leginkább elfogadott húzási, valamint a MYGIND-féle kombinált nyomási és húzási elmélet sem, mert hiszen ilyen mechanikai hatásokról, mint amelyek az érzősejtek által appercipialhatók volnának, a különböző otolithoskészülékek alapos ismerete után szó sem lehet. Nem lehet szó nemcsak morphologiai alapon, de fejlődéstani alapon sem, és teljes logikai ellentmondással is találkozunk akkor,

ha tudjuk, hogy az állat életének jókora részét:  $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$ -át leélve a legtökéletesebb, a teljesen kifejlettől semmiben sem különböző egyensúlyi mozgásokat végezi anélkül, hogy az a szerve, amelyet ez elméletek ennek a működésnek szolgálatában állónak tartanak, egészen ki volna fejlődve.

Az otolithos működésére nézve tehát marad annak védelmi funkciója, mint ahogy azt már korábban is kifejtettük.<sup>25</sup>

A fiatal *Lebistešek*, amikor napvilágra jönnek (lévén a hal eleven szülő), az anyából kiesve 3—4 cm-es lefele süllyedés után hirtelen a víz felületére emelkednek s ott egy párat nyelnek a levegőből. A fiatal állat még nem úszik, hanem rövidebb-hosszabb ideig pihen a víz felületén, valamely vízi növényen, s csak később fog hozzá az úszkáláshoz.

Az ilyen állatokból vett sorozatos metszetek igen érdekes viszonyokat tüntetnek fel.

A fülhólyag e korban még mint szabálytalan alakú vékony falú hólyag tűnik fel, melyen kisebb-nagyobb kitüremkedések vannak, mint a belső fül későbbi tagolódásának kezdő nyomai. A közös sacculus és lagena, valamint az utriculus ürtere már megkülönböztethető. Jellemző, hogy a hólyag fala egészen vékony, erős fénytörésű, tömött rostszerű állomány, s így igen különbözik azoktól a fülhólyagoktól, melyeket a magasabbrendű Gerincesek embryonalis fejlődésében látunk, ahol több soros sejttal határolja a fülhólyagot. Azonban ha az egészen fiatal, majdnem embryonalis állatokban levő halak ektodermáját vizsgáljuk, amelyből tudvalevően a belső fülhólyag leválik, azt szintén ilyen vékonynak találjuk. Az ektodermát finom rostok szövődéke alkotja, melyben helyenként erősebb kötegek látszanak és mint görcsök a finom rostszövődékben, tűnnek fel a sejtmagvak kevés halovány, finom hártyszerűen képződött állománnyal és az említett rostokkal burkolva (II. tábla 12. kép).

A koponyaalapot *bc* a fejlődési állapotban szintén rostos alkotásúnak látjuk, de itt a rostok erősebbek és a magvak sűrűbben vannak. Helyenként már az is látszik, hogy a rostos falban, mint egymás mellett levő szabályos kis kockák megjelennek a későbbi porcsejtek. Ebből a rostos falrészből ered egy kis capil-

<sup>24</sup> FARKAS (1938) 409. és köv. lapok.

laris ércsomó, amelyet az otolithoshólyag kezdődményének, a primarius otolithoshólyagnak kell tartanunk.

Amint az eddigi vizsgálatokból megállapítható, az említett kis ércsomó kiindulása a koponyaalapot képező kötőszöveti falban van, amellyel két igen finom capillarissal áll összeköttetésben. A capillaris gomolyban immersziós lencse-rendszerrel vizsgálva jól kivehető a capillarisok fala és az, hogy kétféle mag van benne. Vannak gömbölyded nagyobb magvak, melyek vérelemek és vannak hosszúkás kisebb magvak, melyek vagy a capillaris falának, de inkább a capillarisokkal behatoló rostoknak magjai.

A gomolyag belsejében, valószínűleg folyadék meggyülemlésre üreg keletkezik, mely lassanként nő, amint a II. tábla 12 kép (vo) mutatja. Ez a hólyag, melynek fala tehát vércapillarisókból áll, fokozatosan növekedve az ektodermalis hallóhólyag felé nő, a fülhólyag vagy a hallóhólyag (12. kép vl) pedig lefele a koponyaalap (bc) fele növekedik. Amikor a kettő érintkezik, az érhólyag benyomja a fülhólyagnak igen vékony falát és bele nyomul. További részletek azonban a fülhólyagban történő folyamatokról egyelőre nem ismeretesek, mert a 2 napos és 4—5 hónapos példányok közötti különböző állapotok még nincsenek feldolgozva. Egyelőre, mivel a fülhólyag és az érhólyag között elég nagy, rögzítésre beálló hézag van, csak azt lehet megállapítani, hogy a fülhólyag a 2 napos állatban már teljesen ráborult az otolithoshólyagra és róla vált le, miközben részeket szakított el. A fülhólyag tartalma ugyanis igen tömött és homogén állomány, mely erősen összehúzódik és éppen itt az otolithoshólyag feletti részén több metszetben az látszik, hogy nincs is mindenütt elkülönült fallal körülvéve, mert ez a vékony fal is, amely az otolithoshólyag felé eső oldalon határolja, itt több metszetben teljesen hiányzik. Mindazáltal a tény, t. i. az ektodermalis fülhólyagnak és a mesodermalis otolithoshólyagnak egymásba növése, ami a 4—5 hónapos példányokban is még egészen jól konstataálható, már a fejlődés kezdeti szakaszán is megállapítható és korábbi fejtegetéseink folyamán mondottakat megerősíti.

Szeged, 1939. húsvét napján.

## 9. Összefoglalás.

A labyrinthus fala a *Lebistes reticulatus*-on végzett vizsgálatok alapján kezdetben syncytiumszerű, benne a membrana basalis eredete capillaris érfalak rostjaira vezethető vissza.

A labyrinthus bélelő hámja mirigysejtekből áll, melyek háromféle formában jelentkeznek, ú. m. 1. lapos, 2. kubikus és 3. hengeres hámsejtek formájában. Az első forma általában az egész labyrinthus ürterét béleli, a második, mint „regio secretoria” a maculák környékén helyezkedik el és megfelel az ampullák planum semilunatumának, a harmadik a maculahámokban van. A maculahám hengeres mirigysejtjeiből differenciálódnak az ú. n. „érzősejt”-ek és az ú. n. „támasztósejt”-ek vagy „fonalkasejt”-ek, amelyek valamennyien mirigysejtek, hallószőrnyúlványok rajtuk nincsenek.

A „támasztósejt”-ek nagyfokú átalakulása a Halakban legalább a hámon keresztülhaladó rostokkal van összefüggésben, melyek részben a koponyán kívüli rostkötegekből jönnek és a hámsejtek között haladva, de szoros összefüggésben velők egészen az otolithosmembranáig tartanak. Ezek a rostok a hangvezetők. Rostok jönnek azonban ide a capillaris érfalaktól és a basalis membránától is, melyek szintén lehetnek hangvezetők.

A lamina reticuláris, mint egy rosthálózat, mely a maculahám mirigysejtjeit, azok apicalis részén körülveszi, a kifejlett állat maculájában jól látható. E hálózat tulajdonképpen tömör capillaris falakból áll, melynek összeköttetése a membrana basalisban található capillaris érrendszerrel határozottan megállapítható.

A korábbi szerzők által „otolithosmembran”-nak nevezett képlet 2 részből áll: alsó otolithoskorongból és felső otolithoshólyagból.

Az otolithoskorong durvább falú mikrocapillarisok hálózata, melynek közeit a maculahámsejteknek váladéka tölti ki, a hálózaton fejlett pigmentumsejtek nyúlnak végig. Van az otolithoskorongban igen finom rostokból álló hálózat is. Capillarisoknak és rostoknak felelnek meg az „érzősejtek” ú. n. szőrnyúlványai, de ezektől függetlenül a mirigysejtváladék is mutat-hat sejtnyúlványhoz hasonló formát. A nyúlványok pontosan a hálózat közeiben érnek be. Az otolithoskoronghoz érnek fel a

neurofibrillák, illetőleg axonok is, melyek a hámsejtek között hatolnak ki a macula felületére. Az inger percipiálása a morphologiai viszonyok alapján az otolithoskorongban játszódik le.

Az otolithoshólyag szintén capillarisokból és rostokból áll, de ezek finomabb falúak, más természetűek és más eredetűek, mint az előbbiek. A mikrocapillarisok egységes, zárt hólyag falában futnak és a hólyag kocsonyanemű (gallert) anyagát főként a régió secretoria sejtjei adják, de ezek szolgáltatják a későbbi korban rétegenkénti ráakodással az otolithosok további növekedésének anyagát.

Az otolithos képződése kezdetben a zárt otolithoshólyagban történik, a hólyag falát alkotó capillarisok és rostok közvetítésével. Az otolithos állománya a vérfolyadékból válik ki a capillarisok mentén, melyek aztán maguk is és a rostok is elmeszesednek és létrehozzák az otolithos alkotó pálcikáit (bacilli). A capillarisok és rostok növekedése befele a hólyag közepe fele történik.

Az otolithoshólyag, mint capillarisokból képződött hólyagocska a hallóhólyag fejlődésének kezdeti szakaszán már kiképződik a koponyaalap belső felületén és mint ilyen behatol a hallóhólyagba. Ezáltal a füllabyrinthus alkotásában ektodermalis elemeken kívül mesodermalis elemek részvétele is megállapítható.

## Über das Maculaepithel und die Bildung der Otolithen bei Knochenfischen (Auszug).

Mit 2 Textabbildungen und Taf. I—II.

Von B. FARKAS.

Die Untersuchungen wurden an 1—2 tägigen und 4—5 Monate alten, noch nicht geschlechtsreifen Individuen des *Lebistes reticulatus* PET. durchgeführt, die in Formol-Alkohol und Sublimat-Osmiun fixiert in Celloidin-Paraffin eingebettet, mit Kreosothaemalaun-Eosin und Kreosothaemalaun-Fuchsin-Pikrinsäure, sowie BETHE'schem Toluidinblau gefärbt wurden. Es gelangte auch das SCHULTZE'sche Silberimprägnationsverfahren zur Anwendung.

In diesem Auszug wird hauptsächlich die Bildung des Otolithen behandelt, da sie ganz eigentümliche Vorgänge in sich schließt und zu der Beurteilung dieser Gebilde einen wichtigen Beitrag liefert.

### 1. Die Otolithenblase.

Als Ausgangspunkt bei unseren Untersuchungen, deren Resultate nicht bloß betreffs der Entstehung der Otolithen, sondern auch der Beschaffenheit des Maculaepithels stark von den bisherigen Auffassungen abweichen, dient die Feststellung der Tatsache, dass bei jungen Formen des *Lebistes* im Hohlraume der Lagenae (auch des Sacculus) eingeschlossenes, blasenförmiges Gebilde — die Otolithenblase — vorhanden ist, die eine gallertartige Wand besitzt und die Bildung des Otolithen besorgt. (Abb. 1. auf Taf. I. vo). Die Wand der Otolithenblase, die den Hohlraum der Lagenae fast vollständig ausfüllt, besteht aus einem Netzwerk von feinen Blutkapillaren: Mikrokapillaren.<sup>1</sup> (Abb. 10. auf Taf. II. mc).

Die Mikrokapillaren bilden ziemlich regelmässig geformte Maschen. In den Maschenräumen ist überall eine dünne, durchsichtige und homogene Wand vorhanden, in welcher ein feines, stark mit Haemalaun gefärbtes Fasernetz zu unterscheiden ist (Abb. 10. auf Taf. II. zwischen beiden mc).

Die gallertartige Blasenwand in vivo ist geschwollen, nach Fixierung und Härtung aber abgeflacht und wird stark brüchig. Die Wand der Otolithenblase ist an ihrer macularen (medialen) Seite dicker (15—20  $\mu$ ), nimmt aber hinsichtlich ihrer Dicke bedeutend ab, so daß an der antimacularen (lateralen) Seite ihre Dicke nur mehr 1—1.5  $\mu$  beträgt. Dadurch, daß die Otolithenblase eine gut abgeschlossene Blase darstellt, wird ihr Inhalt ganz von der Endolymph getrennt. Der flüssige Inhalt der Otolithenblase ist aber ganz klar und rein. Nach Fixierung ist keine Ausfällung etwaiger gelöster Substanz bemerkbar. Unter dem Mikroskop unterscheidet sich der Blaseninhalt stark von der umgebenden Endolymph, die um die Blase eine schmale Schicht bildet. (Abb. 1. e). Die Endolymph zeigt nämlich jene

<sup>1</sup> Als Mikrokapillaren bezeichnete ich schon in früheren Untersuchungen die engsten Kapillaren, welche sogar die kleinste geformte Blutelemente nicht eindringen und nicht hindurchgehen lassen.

stärkere Lichtbrechung und eine gleichmässige, aber schwache Färbung, aus welcher wir auf eine dickere Konsistenz und homogene Beschaffenheit schließen dürfen.

Die gallertartige Beschaffenheit der aus Mikrokapillaren und Fäserchen bestehenden Wand der Otolithenblase ist eine ursprüngliche Eigentümlichkeit, die Gallertsubstanz wird aber durch die Sekretionstätigkeit der die Maculae umgebenden „Regia secretoria“ (Abb. 6., 11. *es*) noch verstärkt. Dieses Sekretprodukt spielt bei der Bildung des Otolithen im späteren Alter eine nicht unbedeutende Rolle und erscheint lamellenförmig. (Abb. 6., 11. auf Taf. I. u. II. *sl*). Die sekretproduzierende Wandpartie, die „Regia secretoria“ entspricht den in den Ampullen befindlichen Plana semilunata, die bei der Bildung der Cupula eine wesentliche Rolle spielen.

## 2. Die Entstehung der Otolithenblase.

Was nun den Ursprung dieser aus Mikrokapillaren bestehenden und gegen die Endolymph allseits geschlossenen Otolithenblase betrifft, so ist er in der unter den Epithelzellen befindlichen Basallamelle (Membrana basalis) zu suchen, (Abb. 2.3.4.6.7. *mb*). Diese enthält am Ende der Maculapartie, wie es in ihren früheren Entwicklungsstadien gut zu beobachten ist, nicht nur eine größere Zahl von Kapillaren, sondern scheint auch selbst aus einer Umwandlung der Wand von feinen Kapillaren zu entstehen. Diese Basallamelle bildet bei dem caudalen Ende der Macula lagenae einen in das Lumen der Lagenae vorgewölbten Wulst, eine Lamellenschwellung (Abb. 1 auf Taf. I. *t*), in welcher sich einige größere Kapillaren trichterförmig ausbreiten (Textabb. 2. *ic* und Abb. 9 auf Taf. II. *ic*). Aus diesen treten wiederum engere Kapillaren aus, die sich dann in noch engere teilen. (Abb. 9 auf Taf. II. *mc*). Die feinsten Mikrokapillaren gelangen so auf die Oberfläche des Wulstes und dringen zwischen die hier befindlichen, die Oberfläche deckenden und ziemlich locker gefügten kubischen Epithelzellen durch. Ein Teil von diesen Mikrokapillaren scheint in die an der Oberfläche des Wulstes befindlichen Lakunen (*l*) zu münden, andere aber, umgeben von einer schmälere Gallertsubstanzhülle, treten in den Gallert (Abb. 9. *g*) ein, bzw. bilden die aus Mikrokapillaren bestehende Blasenwand



(Abb. 1. *vo*). Die Gallertsubstanz entsteht jedoch hauptsächlich durch die secretorische Tätigkeit der *Regio secretoria*. (Abb. 6.11. und Textabb. 2. *es*).

In die trichterförmige Erweiterung gelangen geformte Blutelemente in größerer Zahl, kommen aber von hier nicht weiter, da die Kapillareinrichtung die Blutelemente wie eine Reuse zurückhält. (Abb. 9. *ic* und *x*).

Die Blutzellen werden hier in dieser eigentümlichen Einrichtung aufgelöst, ihre Substanz tritt in die Mikrokapillaren ein und dient zur Bildung der Otolithen.

Die Beteiligung der mesodermalen Elemente in der Ausgestaltung des ektodermalen Labyrinthes, in Form der Otolithenblase (Abb. 1.2.3.4.5.6.7.10.11. *vo*) und des Otolithen, welcher in der Otolithenblase entsteht, kann schon nach dem Gesagten festgestellt werden; sie wird aber nach Untersuchungen embryonalen Materials noch deutlicher bestätigt. Die Otolithenblase ist ein entwicklungsgeschichtlich selbständiges Gebilde, das schon in frühesten Stadien der Ontogenie ausgebildet wird wie aus der Untersuchung der 1 und 2 tägigen Exemplare hervorgeht. An diesem frühen Entwicklungsstadium des Ohrlabyrinths kann man die Wahrnehmung machen, daß das noch keine besondere Differenzierung aufweisende Hörbläschen (Abb. 12 auf Taf. II. *vl*) in seinem Vorwachsen nach der Schädelbasis mit einer anderen Blase zusammentrifft (*vo*). In dieser Zeit bildet sich nämlich an der die spätere Schädelbasis bildenden, stärkeren Bindegewebsmasse ein Knäuel. Er besteht aus Kapillaren und Blutelementen und tritt an zwei Stellen durch feinste, schwer zu sehende Kapillarzweige mit der Schädelbasis in Berührung. Der Knäuel bildet sich dann, höchstwahrscheinlich durch Ansammlung von Flüssigkeit in seinem Inneren, zu einer Blase aus (Abb. 12 auf Taf. II. *vo*), die allmählich größer wird und gegen das Hörbläschen wächst. Das Hörbläschen wächst also nach unten, nach der Schädelbasis zu, die Kapillarenblase, die spätere Otolithenblase, aber gegen das Hörbläschen hinaufwärts. Durch das Hervorwachsen der Kapillarenblase stülpt sich das Hörbläschen etwas ein, gelangt aber später in dieses hinein. Die weiteren Ausbildungsvorgänge der schmalen Hörbläschenwand und die Gliederung der Kapillarenblase werden hier nicht behandelt.

Durch diese Befunde ist es klar, daß am Aufbau des inneren Ohres nicht nur das Ektoderm, sondern durch die Kapillarenblase auch das Mesoderm beteiligt ist.

### 3. Die Bildung des Otolithen.

Die Bildung des Otolithen geht innerhalb der Otolithenblase vor, und zwar erscheinen die ersten Spuren derselben auf der Blasenwand. Es werden zuerst an der inneren Oberfläche der Otolithenblase mehrere Kapillarsprossen gebildet, die anfangs kurz sind, deren Lumen aber verschieden breit sein kann. Am Ende dieser Kapillarsprossen erfolgt das erste Auftreten des Otolithen in Form von kleinsten Körnchen oder Körnchengruppen, die am Ende der neugebildeten engeren Sprossen entstehen.

Die auf dem Ende der Kapillaren entwickelten Körnchen färben sich sehr intensiv mit Hämalan und sehen auch bei Untersuchung mit Immersionsystemen punktförmig aus (Abb. 11 auf Taf. II. *pb* untere). Die vielen, stark gefärbten Gebilde, die als eine Art Niederschlag die erste sichtbare Anlage der Otolithensubstanz repräsentieren, werden dann länger, und man kann Stellen finden, wo sie nebeneinander, gegen die Mitte der Blase gerichtet, auf der Wand der Blase aufsitzen, ebenso wie die Sporoziten an den Restkörpern. (Abb. 11 auf Taf. II. *pb* obere). Bei den breiteren Kapillarsprossen tritt gleichfalls die früher erwähnte, stark blau gefärbte Substanz auf. Diese Gebilde sehen wie kleine kurze Klötzchen aus und sitzen dicht nebeneinander. (Abb. 6 auf Taf. I. *pb*). Die Klötzchen haben in ihrem Inneren einen lichterem Streifen, das zusammengefallene, enge Kapillarlumen. Die Kapillarsprossen wachsen weiter vor, und um sie verdickt sich allmählich die ausgeschiedene Substanz. Sie zeigen eine radiäre Anordnung und ihr Wachsen schreitet nach der Blasenmitte vor. Durch das Vorstrecken der Kapillaren gegen die Mitte und durch allmähliche Auflagerung der Kalksubstanz entstehen die den Otolithen ausmachenden Stäbchen (*bacilli*), in denen die Kapillarwand als ein organisches Fädchen vorhanden ist.

Die Absonderung der Kalksubstanz folgt nicht in gleichmäßigem Tempo, sie zeigt einem gewissen Rhythmus, der sich in

dem wechselnden Auftreten von Streifen äußert. Die jüngsten Ablagerungen sind nach der Mitte der Blase zu finden. In späterem Alter aber bilden sich durch die Produktion der sekretorischen Drüsenzellen auch an der Oberfläche des Otolithen neuere Schichten.

Die Kalksubstanz wird also weder von den Epithelzellen („Sinneszellen“ und „Stützzellen“) der Macula abgesondert, noch entsteht sie nach Art eines Niederschlages aus der Endolympe, sondern sie gelangt direkt von der Blutflüssigkeit in die engsten Kapillarrohre (Abb. 6.11. *pb*), die der Blutflüssigkeit bei kleinstem Inhalt die größte Oberfläche geben und die die Kalksubstanz an ihnen zur Ausfällung gelangen lassen. Dadurch muss auch ein artspezifischer Unterschied vorhanden sein. Die in der Otolithenblasenwand befindlichen Fäserchen (Abb. 10. auf Taf. II.) wachsen gleichfalls in den Hohlraum der Blase hinein und erleiden auch eine Verkalkung. Die Bildung des Otolithen fängt zuerst an der macularen Hälfte der Otolithenblase an und geht an dieser Seite in reichlicheren Maße vor sich, als an der antimacularen Hälfte. (Abb. 1 auf Taf. I und Textabb. 2. o).

#### 4. Die Otolithenscheibe.

Von der Otolithenblase ist scharf zu unterscheiden die Otolithenscheibe, die unter der Otolithenblase lagert und sich nur auf das Gebiet der Macula ausbreitet. Sie ist mit der Otolithenmembran der früheren Autoren identisch. Sie haben aber auch den macularen Teil unserer Otolithenblase dazu genommen. Die Otolithenscheibe besteht ebenfalls aus einem Kapillarennetz und einem begleitenden Fasernetz. Die Wände der Kapillaren (Mikrokapillaren) sind aber gröber, die Fäserchen weniger und spröder und färben sich vorwiegend mit sauren Farbstoffen. Das Netzwerk der Otolithenscheibe ist am meisten von Pigmentzellen durchzogen. (Abb. 2.3.4.5. *p* und Abb. 7 an *do*) auf Taf. I. u. II.) Sowohl die Kapillaren als die Fasern der Otolithenscheibe haben einem anderen Ursprung, als die Kapillaren der Otolithenblase.

Die die Otolithenscheibe bildenden Kapillaren dringen senkrecht gegen das Epithel vor.

Sie kommen von der äußeren Oberfläche der Labyrinthwand, und durchbrechen das Maculaepithel und die darunter befindliche Membrana basalis. An der oberen (apicalen) Seite der Epithelwand biegen die hinauf laufenden Mikrokapillaren sozusagen senkrecht zu ihrer früheren Einbruchsrichtung (Abb. 3. auf Taf. I. *f*) und bilden ein flaches Geflecht, (*do*), das parallel in der Maculaoberfläche läuft und, über diese scheibenförmig gelagert, die Otolithenmembran der Autoren bildet. (Textabb. 2. und Abb. 3.4.5.7. *do* auf Taf. I. und II). Soweit man den Ursprung der in diesem Bund zusammengefassten Gebilde zurückverfolgen kann, sind die Kapillaren auf die Arteria basilaris und die, mit ihnen eintretende Fäserchen auf einen starken, außerkranialen Faserstamm zurückzuführen. Außer diesem Kapillarenbund treten aber feine Mikrokapillaren durch das Maculaepithel in der ganzen Ausbreitung der Macula hindurch. (Textabb. 2. *mc*). Sie verlaufen erst zwischen den Zellen, ragen aus der Macula hinaus und münden gleichfalls in das Netzwerk der Otolithenscheibe ein. Die stark zerstreuten einzelnen Kapillaren laufen in der Macula zwischen und unter den Epithelzellen, weisen aber in den meisten Fixationen einen charakteristischen Kontraktionszustand auf. In solchem Zustand erscheinen sie als stark lichtbrechende, etwas wellig verlaufende und mit sauren Farbstoffen färbbare Fäserchen. An der Oberfläche der Macula erscheinen sie als Zellfortsätze, die auch mit etwas Drüseninhalt umhüllt werden können. Die Kapillarnatur dieser Fäserchen wurde durch die Tatsache bestätigt, daß ihr Übergang in allmählich breiter werdende, zwischen den Epithelzellen lagernde intercelluläre Kapillaren stellenweise schön zu verfolgen ist. Diese intercellulären Kapillaren bilden unter den Epithelzellen ein sehr kompliziertes Maschenwerk und gehen in die reichlich vorhandenen sinuösen Erweiterungen hinein. Man könnte sie auch mit den Lymphkapillaren der Säugetiere vergleichen, aber ihr Zusammenhang mit Blutkapillaren ist unzweifelhaft.

Zwischen dem Maculaepithel und der Otolithenblase liegt also eine flache, ziemlich kompakte Kapillarmasse (Abb. 3.4.5. auf Taf. I. *do* und Abb. 7. auf Taf. II. *do*), die seitlich bei den Enden der Macula endigt und der Otolithenmembran der früheren Autoren entspricht. Das früher Otolithenmembran genannte Gebilde sondert sich somit in zwei Lagen: die Otolithen-

scheibe und die Otolithenblase. Die letztere ist das treibende Agens für die Bildung der Otolithen und in der Otolithenscheibe, wohin auch die Nervenenden hinauffragen, spielen sich die Perceptionsphänomene ab.

### 5. Das *Maculaepithel*.

Alle die Innenfläche des Labyrinths deckenden Zellen sind nach unseren Untersuchungen Drüsenepithelzellen, bei welchen eine Ausscheidung des Sekretes in geformtem Zustande beobachtet werden kann. Sie differenzieren sich in drei Richtungen. Die als Ursprungsform anzunehmenden kubischen Epithelzellen sind in Regio secretoria vorhanden, die stark abgeplatteten Plattenepithelzellen verbreiten sich in den inneren Hohlräumen des Labyrinths und die Zylinderepithelzellen sind in der Macula seculi gelagert. Die Maculaepithelzellen werden dann in zwei Richtungen differenziert und zwar in die breiten „Sinnes“-zellen und in die schmalen „Stütz“-zellen, die aber in jüngeren Formen des *Lebistes* nur als schmälere und breitere Drüsenepithelzellen vorhanden sind. (Abb. 2.5. auf. Taf. I. und Abb. 7. auf. Taf. II. 1 u. 2) Die „Stützzellen“ bekommen ihre definitive Form durch die Wirkung der Fäserchen, die teilweise von außen kommen und durch das Epithel bis zur Otolithenscheibe hindurchziehen. Auf diesem Weg treten sie in engste Beziehungen mit den Stützzellen.

Da nach unseren Untersuchungen an Drüsenepithelzellen keine Sinneszellenfortsätze vorhanden sind, trotzdem aber Fortsätze zwischen Epithel und Otolithenscheibe (Otolithenmembran) reichlich vorkommen, muß man zur Erklärung folgende drei Momente heranziehen. Erstens sind die erwähnten Mikrokapillaren in ihrem Kontraktionszustand als solche Gebilde zu betrachten, die als Fortsätze der Sinneszellen angenommen waren, zweitens sind Fäserchen vorhanden, die von der Basallamelle kommen, zwischen den und auch sogar durch die Epithelzellen auf die Oberfläche der Macula gelangen und bis zur Otolithenmembran hinauffragen. Diese Fäserchen nach der Fixierung zerreißen meistens zwischen Epithel und Otolithenscheibe, nicht nur wegen der Dislokationen sondern auch infolge ihrer elastischen Natur und werden nach dem Zerreißen

an ihrem basalen Teil etwas dicker, am Ende aber spitzer. Ihr Zusammenhang mit den epithelialen Drüsenzellen ist sehr eng, trotzdem aber repräsentieren sie sehr lange selbständige Fasergebilde und keine Zellorganellen. Drittens sind die als Artefakt zu bezeichnenden, faserähnlich sich ausziehenden Sekretprodukte der Epithelzellen solche Gebilde, die den Eindruck von Zellfortsätzen machen.

Bei etwas älteren Tieren verändern sich die Epithelverhältnisse ziemlich. Die „Haarzellen“ sind als sehr gleichmäßige, zylindrische Zellen vorhanden, meist umgeben von einer Saftkanälchenhülle. Die „Stützzellen“ erscheinen als fadenförmige Gebilde, die mit einer mit Hämalalaun färbbaren Scheide umgeben sind. Sie breiten sich an der Oberfläche aus und haften an der oberflächlichen Cuticularschicht.

Die oberflächliche Cuticularschicht, die bei jungen Formen nur schwach entwickelt und selten zu beobachten ist, ist bei älteren Tieren gut ausgebildet. Sie ist durchlöchert, und durch die Löcher treten die fadenförmig ausgezogenen Sekretfortsätze, die „Haarfortsätze“ hindurch. Dieses bei älteren Formen gut ausgebildete Cuticularnetz entspricht der *Lamina reticularis* des Säugetierlabyrinths.

Die *Lamina reticularis* setzt sich auch an den anderen Teilen der Macularänder fort und dort, wo das Epithel niedriger wird, erscheint sie als ein mit Pikrinsäure schwefelgelb gefärbtes Fadennetz, das anfangs an dem apicalen Ende der Zelle zu finden ist, später zwischen den niedriger werdenden Zellen schon am basalen Ende derselben lagert und, wie hier schön zu bemerken ist, zu den Kapillaren der Basalmembran übergeht. Die *Lamina reticularis* ist also gleichfalls ein aus den Gefäßwänden entstehendes Netzsystem.

Die enge morphologische Beziehung, in welcher die Verästelungen der Gefäßwände und die Nervenfibrillen im Gehörorgan zueinander stehen, bestärkt unsere schon früher geäußerte Auffassung, dass die Gefäßwände bei den physiologischen Funktionen des Gehörorgans eine bestimmte Rolle haben müssen. Ob diese Tätigkeit in einer Schalleitung durch die Gefäßwand, oder im Fühlen des Pulses, oder vielleicht in einer tönisierenden Wirkung sich äußert, werden erst besondere Experimente zeigen können.

### Nachtrag.

Während der Korrektur dieses Aufsatzes erhielt ich die Zeitschrift (Ber. üb. wiss. Biol. 50. Heft. 1—2, 19 April 1939), in welcher H. STETTER (München) meine frühere Arbeit (Zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Saccolithen der Knochenfische. 40. Jahresvers. d. Dtsch. Zool. Ges. E. V. Giessen Sitzg. v. 4—6. VII. 1938 Zool. Anz. Suppl.-Bd. 11. 193—206 1938.) referiert. STETTER schreibt, daß mein nach mikroskopisch-anatomischen und histologischen Erfahrungen gezogener Schluß, „daß der Otolith damit unbeweglich und nicht in der Lage ist, in der von DE BURLETT, von FRISCH und anderen Autoren angenommenen Weise zu wirken, ist eine bloße Annahme. Dagegen haben die Anschauungen der genannten Forscher durch die Exstirpationsversuche von v. FRISCH neuerdings eine experimentelle Bekräftigung erfahren, . . . .“

Ich habe in diesem Aufsatz morphologische Tatsachen mitgeteilt, die damals in 36 Mikrophotogrammen demonstriert wurden, aus welchen 7 auch im Aufsatz aufgenommen und mit den Mikrophotogrammen anderer Forscher vergleichbar und beurteilbar sind. Nach meiner Auffassung ist es unmöglich, einem Organ oder Organteil solche Funktion zuzuschreiben, die mit seinen morphologischen Verhältnissen, mit der Struktur der das Organ bildenden Geweben, Zellen und den übrigen histologischen und cytologischen Verhältnissen seiner Umgebung im Gegensatz steht. Wenn also meine Annahme mit der Annahme anderer Forscher nicht im Einklang steht, so gründet sich dieses in meinen, von den Praeparaten anderer Forscher abweichenden, m. E. besseren Praeparaten. Es ist hier kein Platz, die Abweichenden, auseinanderzusetzen; denn so lange uns nur vom Saccolithen des *Phoxinus* und anderer Ostariophysen solche Praeparate zur Verfügung standen, in welchen der Saccolith durch Fixierung und durch andere mikrotechnische Manipulationen abgerissen und entfernt vom Epithel, in seinem Querschnitt einem Mühlennrad ähnlich sieht, und nur pro forma mit dem Epithel in Verbindung steht, konnte man die hypothetischen Bewegungen, — verursacht durch hypothetische Endolymphbewegungen — voraussetzen.

Wenn wir aber in anderen Praeparaten beobachten können, daß der Saccolith durch Hunderte von Schnitten, von seinem Anfang bis zum Ende durch Tausende von Fäserchen zur Epithelwand des Sacculus befestigt und mit der Otolithenmembran und diese wieder mit dem Epithel ganz verflochten ist, weiterhin, dass der Saccolith mit seinem abgeflachten vorderen Ende einem Nagel oder einer Schuppe gleich in einer Otolithentasche liegt, dann können wir von keiner Bewegung sprechen und müssen die oben erwähnte Annahme weglassen und unter normalen Verhältnissen die absolute Unbeweglichkeit des Saccolithen (Sagitta) feststellen, wodurch die Gewebe und Zellen nicht gestört werden können. Denn die Fixierung kann die verbindenden Fasern zerreißen und auch den Epithelüberzug der Längsleiste zerstören, wie es bei früheren Forschern geschah, aber nur die Natur kann eine reichliche Faserverbindung des Otolithen mit dem Epithel

herstellen und, entsprechend der drei Füße (Flügel) des Otolithen ganz besonders gebildete Postamente aus Epithelzellen ausbilden, das Epithel der Längsleiste in seiner schönen Erscheinung gestalten, und nur ein gutes Verfahren kann die Bildungen unversehrt erhalten und zum Vorschein bringen.

Morphologische Angaben können nur mit auf morphologischem Wege gemachten Erfahrungen bestätigt oder widerlegt werden; das gilt besonders für unser Objekt, da die ganze bisherige Annahme über die erwähnten Funktion des Saccolithen „unter Einfluß des zwingenden Charakters der anatomischen Verhältnisse entstanden ist“ wie es im originalen Aufsatz DE BURLET's (S. 24) zu lesen ist. Es ist aber bereits nicht mehr möglich, die Tatsache in das Prokrustesbett der Hypothesen hineinzuzwängen, es sei nur genug, auf die „Ausweichstellen“ im Sacculus und Lagena, die „Drehungsachse“ des Saccolithen und die *Hyphessobrycon flammeus*-Präparate v. BOUTTEVILLE's hinzuweisen.

Kein Experiment ist und wird im Stande sein, das zu zeigen, daß der Otolith unter normalen Verhältnissen pendelartige Bewegungen ausübt und „reizt den Büschel feiner Haare, welche aus dem Sinnesepithel hervorragen“, was der Lagenolith schon wegen seiner morphologischen Gestaltung nicht machen kann. Ebenfalls kann uns kein Experiment zeigen, dass sich bei der Hörtätigkeit des Labyrinthes in der Macula lagenae andere Phänomene abspielen, als in der Macula sacculi, die noch in früheren ontogenetischen Stadien meistens zusammengehörig sind.

Da nach meinen Untersuchungen ja sogar auch eine Bewegung der Endolympe, die sowohl den Saccolithen als auch den Lagenolithen bewegen könnte, unmöglich ist, musste ich als einzige Möglichkeit annehmen, daß die Schallerregung durch Gewebeleitung vermittelt wird, in welcher der primus agens: Bündel von spezifischen Fäserchen sind, die von der Körperoberfläche durch die Mittellohrknöchelchen der Knochenfische zu den Fenestrae (Sacculi und Lagena) und durch diese zu den Maculae ziehen. Die weitere Aufgabe ist nun, experimentell nachzuweisen, dass die Bündel der Fäserchen spezifisch sind und wirklich den Schall leiten.

In welchem Masse die Gefäßwände an dieser Gewebsleitung teilnehmen, was eben durch die jetzt publizierten Untersuchungen gleichfalls in Betracht zu ziehen ist, kann erst später entschieden werden. Wenn auch nach dem Referenten meine Behauptung „mit unseren bisherigen Kenntnissen der Schalleitung und ihrer physikalischen Grundlagen so wenig vereinbar ist“, so muss ich betonen, dass die Schalleitung auf Grund der Konstruktion der von mir untersuchten lebenden Maschinen den von mir gekennzeichneten Weg zurücklegt, und die Schallerregung auf diesem Wege erfolgen muß, welcher also von der Körperoberfläche, insbesondere von der Kiemenhöhenoberfläche durch die Mittellohrknöchelchen zu Schädelskapsel und Labyrinth führt (publiziert bisher die *Protocollumella*).

Was nun den anderen, zwischen Labyrinth und Schwimmblase, genauer Sinus inpar und Labyrinth vorhandenen Weg betrifft, so ist er von diesem, von mir markierten Weg wirklich abweichend, in meinen Präpara-



ten aber viel schöner und deutlicher differenziert, als man es früher glauben konnte. Er ist ein Kanal, sein Verlauf lässt aber sowohl die Macula sacculi als die Macula lagenae unberührt und führt zu einer sehr feinen und leicht beweglichen Sinnesendstelle: der Macula neglecta hin.

Diese Tatsachen sind in meinen Praeparaten schon klargelegt, und darüber habe ich bereits mehrere ungarische Vorträge gehalten. Die Publikationsverhältnisse sind aber für einen ungarischen Gelehrten, der auch Ziegelträger für sein Gebäude ist, viel schwerer als in Deutschland. Doch „aufgeschoben ist nicht aufgehoben“ und ich bitte noch um etwas Geduld.

### Táblamagyarázat.

Valamennyi kép a *Lebistes reticularis*ből készült metszeteknek, Reichert—Romeis-féle géppel előállított mikrofotografiai felvételei. Az 1—11. ábra 4—5 hónapos ♀-ból, a 12. ábra 2 napos állatból készült felvétel. Az előzők subl.-osm.-mal, a 12. ábra formolalkohollal rögzített készítményekből való. Beágyazás valamennyinél celloid-paraff. Festés kreosothaemalaun-eosin és kreosothaemalaun-fuchsin-picrinsav.

#### Betűk jelentése:

b	=	bacilli
bc	=	basis cranii
brs	=	skeleton branchiale
ch	=	chondrocranium
cl	=	capsula labyrinthi
do	=	discus otolithicus
e	=	endolympha (liquor labyrinthi)
en	=	endothelium
es	=	epithelium secretoricum amphimaculare
f	=	fasciculus microcapillarium
g	=	gelatina — (gallert)
ic	=	infundibulum capillare
l	=	lacuna
mb	=	membrana basalis
ms	=	macula
mc	=	microcapillaris
o	=	otolithos
ob	=	occipitale basale
ol	=	occipitale laterale
p	=	pigmentum
pb	=	proliferatio bacillorum
s	=	membrana lagenae
sl	=	lamella secernata
t	=	tuber membranae basalis
vo	=	vesicula otolithica
vl	=	vesicula labyrinthi

1 = cellulae secretoricae graciles maculae, 2 = cellulae secretoricae distantae maculae, 3 = cellulae basales, 4 = cellulae extrabasales.

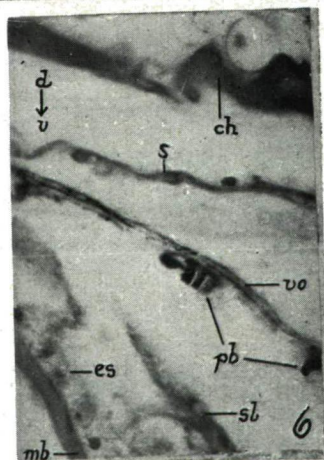
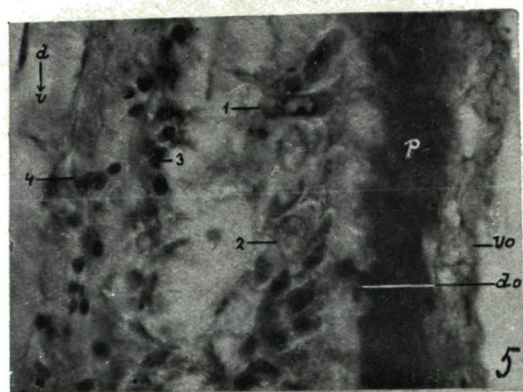
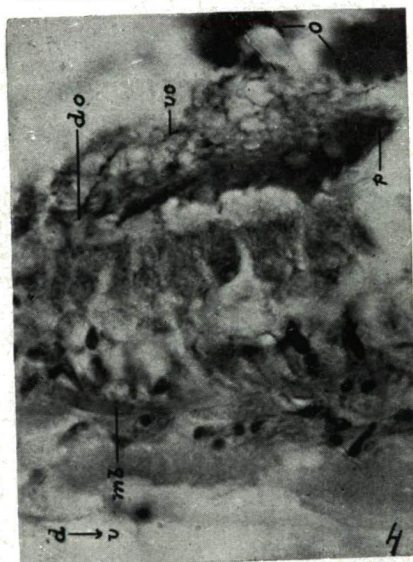
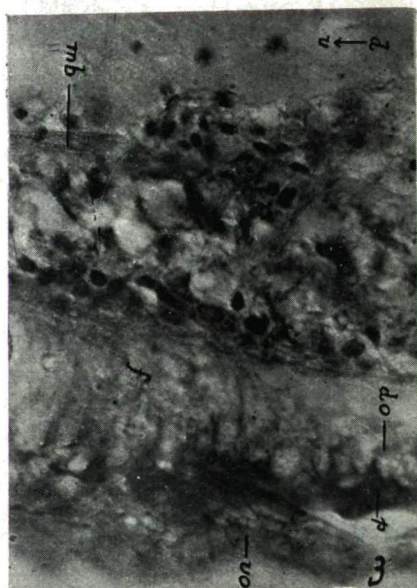
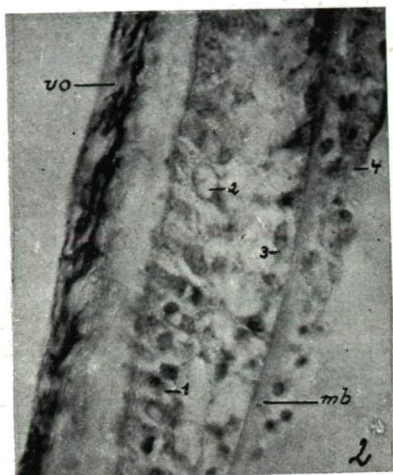
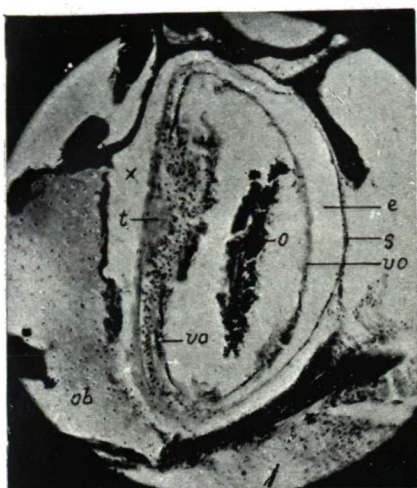
1. Keresztmetszet a baloldali lagenából, a macula terület leghátsó végén. (Nagyítás: obj. apochr. 4 m/m Leitz, oc. IV comp. Zeiss.) A metsetesen jól látható a lagenában levő otolithoshólyag (vo), melynek macularis (medialis) része feltűnő vastag, az antimacularis (lateralis) része pedig helyenkint a felületi alkotást is mutatja (erősebb nagyítással a 8. ábrán). Jól látható a membrana basalis duzzanata, (t) és ennek felületét borító polyedricus mirigysejtek, melyek a köztük levő lacunák miatt laza elrendeződésűek. A duzzanat ventralis részén látható kevés rész a macula hámsejtjeiből is, azonban alig valami az otolithoskorongból. Az otolithos (o) levált az otolithoshólyag macularis részéről, melyen azonban maradványai jól kivehetők. Az otolithos alkotásában megnyilvánuló különbség szintén jól látható. Az x jelzésnél levő hézag a koponyafaltól rögzítésre bekövetkezett elválás.

2. Keresztmetszet a jobboldali sacculusból a macula hátsó részén. A maculát alkotó hengeres hámsejtek átmenete a keskeny „támasztósejt”-esformától a duzzadt „érzősejt”-formához jól látható. Nyúlvány rajtuk nincs, csak fölöttük secretiós termékek, szemcsék, szemcscsoportok vannak. Fölül az otolithosmembran, melynek capillariskból való alakulása jól látható. A hólyag fala sok helyen haemalaunnaal festődő anyaggal van bevonva. Az otolithosmembran alsó részén finom rosthálózat van, mely az otolithoskoronghoz tartozik, ez igen gyengén fejlett, s helyenkint összefügg a hám-mal. A hámsejtek alatti nagy üregek lacunák, vérerek sinuosus tágulatai. A membrana basalistól (mb) kifele, közte és az igen vékonyra lett fal, illetőleg az agytól elválasztó kötőszövet közt sűrű szövetnedv van, ebben igen különböző vérelemek, sejtek és rostok láthatók.

Obj.:  $\frac{1}{12}$  hom. imm. Reichert, peripl. oc. 15  $\times$  Leitz.

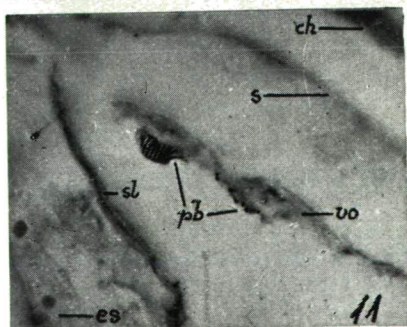
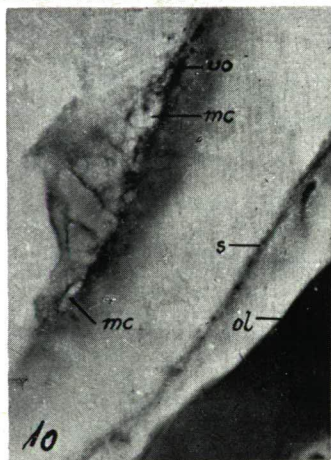
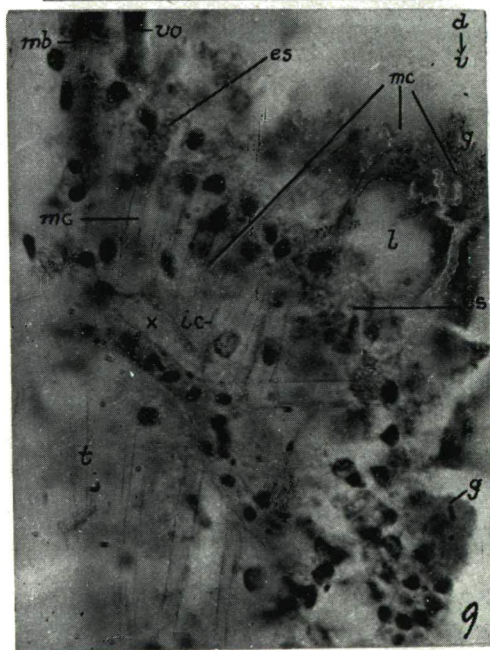
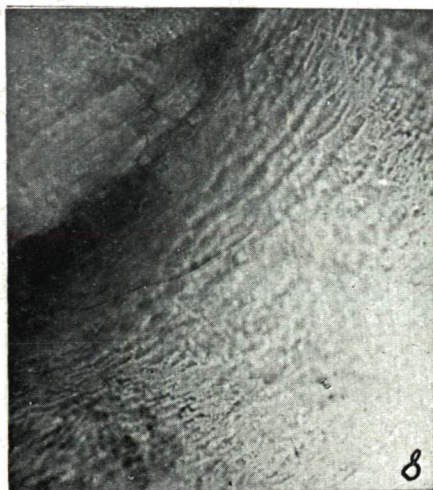
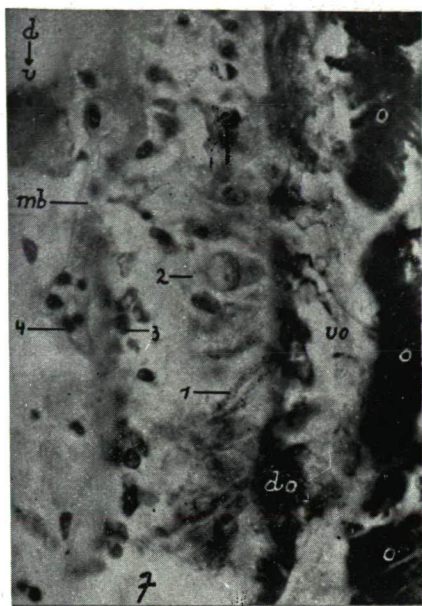
3. Keresztmetszet a baloldali macula lagenaéból. Mikrocapillarisok (f) áthatolása a maculahámból az otolithoskorong alkotására. Az otolithoskorong felső részét pigmentumsejtek vonják be, mellette az otolithoshólyag (vo) keresztmetszete. Ez finom hálózatos szerkezetű. Az otolithoskorong capillarisai helyenkint átmennek az otolithoshólyagba, azonban határfal van közöttük. A membrana basalis tömörsége megszakad és dorsalis irányban haladva szétfolyóvá lesz. Nagyítás, mint 2. ábra.

4. Maculahám km. Jól láthatók a mirigyes alkotású maculahámsejtek, melyek közül a keskenyek (a képen a felsőbbek), helyenkint majdnem egész szélességükkel belefolyanak az otolithoskorongba, melyen a hám-felülettel párhuzamosan haladó csíkolat van. A középtájon levő erősebben színezett „érzősejt” (2) (duzzadt mirigysejt) fölött kanyargós rostnak egy kanyarulata látszik, ez a hámsejtig megy és felületén folytatódik tovább. A keskeny otolithoskorong alsó részén nagy pigmentumsejt, jobbra az otolithoshólyag és az ebben képződött otolithos töredékek. Az otolithos itt egyenmő szerkezetet mutat. A membrana basalis szaggatott. Nagyítás, mint 2. ábra.











5. Maculahám km. Az erősebben festődő keskenyebb mirigysejtek (1) majdnem egész szélességükben mennek át az otolithoskorongba, melyet vastagon von be a pigmentum (p). A hámsejtek körülötti szövetnedvburkok jól láthatók. 2. duzzadt mirigysejtek („érzősejt”-ek). 3. az elmosódott határú membrana basalisra ülő ú. n. basalis sejtek, 4. a membrana basalisra kívül levő különböző sejtek (vér, kötőszövet és más rostok). Nagyítás, mint előbb.

6. Az otolithos állomány első nyomainak (pb) fellépte az otolithoshólyag antimacularis falán. Szélesebb pálcikák.

A maculáris falrész a rögzítés következtében benyomatott a lagena ürtérébe és így közel került az antimacularis falhoz. A macularis falrésznek „regio secretoria” része (es) látható, felette réteges váladék (sl), mely az otolithosra rakódik. Nagyítás, mint 2. ábra.

7. Maculahám km. A keskeny otolithoskorong szorosan a hám felületén van, egyenes sikkal határolva és pigmentummal bevonva (do).

A mirigysejtek plasmaticus nyúlványai egyenesen belefolytatódnak az otolithoskorongba, melybe belefolytatódik a keskeny mirigysejtek (1) intracellularis capillarisa is. Az otolithoskorong és otolithoshólyag rostjai és capillarisai összefüggésben vannak, de a capillarisok ürtere nem közös, mert harántfal van közöttük. Az otolithoshólyag felett az otolithosállomány képződés jól látható. Így az első darabban pálcikák vannak, a középső darab tömörállomány és a jobbszáron pedig az otolithosrétegzettség jól látható. A membrana basalis végéig jól kivethető. Nagyítás, mint előbb.

8. A saccolithos felületének egy része az otolithoshólyaggal friss állapotban. Jól látható, a microcapillarisokból alkotott hálózat sok helyen azonban a vízben való hosszabb ( $1\frac{1}{2}$  órá) állás miatt már kis göbösödések léptek fel. Nagyítás, mint előbb.

9. A membrana basalis duzzanata (t) a benne levő tölcéses capillaris rendszerrel (i). A kép az 1. ábra utána következő metszetből van, erős nagyítással. Jól látható a microcapillarisok helyzete és alakulása. Az x-jel-nél sinusoid kitágulás van. Nagyítás, mint a 2. ábránál.

10. Az otolithoshólyag antimacularis falának egy részlete keresztmetszetben és részben felületi nézetben. Jól láthatók az átmetszett microcapillarisok és közöttük a fal rostokból alkotott szövetedénye. Nagyítás, mint előbb.

11. Az otolithosképződés első nyomai az otolithoshólyag antimacularis falán. A metszet a 6. ábra metszetéhez közel eső. Láthatók a falon képződött igen apró szemcsék, s a keskeny, váladékanyaggal töltött pálcák, mint igen finom capillarisok, melyek nagyobb csomóban ülnek egymás mellett. Nagyítás, mint a 2. ábrán.

12. Sagittalis metszet 2 napos halból, az otolithoshólyag kezdődmény (Anlage) (vo) és a hallóhólyag (labyrinthus hólyag) kezdődmény (vl) viszonyának bemutatására. Az x-nél levő hézag a fixálás eredménye, látható, hogy a labyrinthus hólyag összehúzódva leszakadt a capillaris hólyagról, a baloldalon a rostok elszakadása is ezt bizonyítja. Rögzítés formol alk., festés kreosothaemalaun fuchsin-picrinsav. Nagyítás, mint előbb.

## Irodalom.

*Alexander G.—Marburg O.:* Handbuch der Neurologie des Ohres, I. k. Berlin—Wien, 1924.

*Asai, T.:* Histologische Studien am häutigen Labyrinth der Kaulquappe der Erdkröte (*Bufo vulgaris*) und des Frosches (*Rana esculenta*). Mitt. a. d. Medizin, Fakultät d. K. Japan. Universität. 19. k. 315—388. I. Tokyo, 1918.

*Benninghoff* In *Möllendorff*: Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen. VI. k. 1930.

*Breschet, G.:* Recherches anatomiques et physiologiques sur l'organe de l'ouïe des poissons. Extrait d. Mém. de l'Académie des Sciences, Tom V. des savants étrangers. Paris, 1838.

*Breuer J.:* Über die Funktion der Otolithenapparate. Archiv. f. d. ges. Phys. XLVIII. k. 195—306. I. 1891.

*Bronn's, H. G.:* Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Echte Fische. Leipzig, 1938. VI. k. 1. rész 2. könyv.

*de Burlet, H. M.:* Anatomisches zur Hörfähigkeit der Siluroiden, Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 89. k. 11—27. I. 1920.

*Denis, P.:* Recherches sur le développement de l'oreille interne chez les Mammifères (*Vespertilio murinus*). Arch. de Biol. 18. k. 377—493. I. Paris, 1902.

*Denker A.—Kahler O.:* Handbuch der Hals- Nasen- Ohren-Heilkunde. VI. k. 1. rész. Berlin, 1926.

*Donadei G.:* Sull'istogenesi degli apparecchi di copertura degli epiteli acustici nei vertebrati. Archiv. Ital. di Otol., Rinol., e Laringolog. 36. k. Fasc. 2. 65—85. I. és Fasc. 3. 131—157. I. 1925.

*Eckert—Möbius A.:* Mikroskopische Untersuchungstechnik und Histologie des Gehörorgans. In Denker—Kahler; Handb. d. Hals- Nasen- Ohren-Heilk. VI. k. 1. rész. 211—359. 1926.

*Farkas, B.:* Das Gehör der Fische und die Cristae acusticae. Acta Oto-Laryngologica. XXIV. k. Fasc. 1. 53—82. I. Stockholm, 1936.

*Farkas, B.:* Über den schalleitenden Apparat der Knochenfische. I. Fenestra sacculi, Protoperculum und Protocolumella bei *Lebistes reticulatus* Pet. — Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere. 34. k. 3. f. 367—415. I. Berlin, 1938.

*Farkas, B.:* Zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Saccolithen der Knochenfische. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. Zool. Anz. 11. suppl. 193—206. I. Leipzig, 1938.

*Frisch, K. v.—Stetter, H.:* Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze, Z. vergl. Physiol. 17. k. 686—801. I. 1932.

*Frisch, K.:* Über die Bedeutung des Sacculus und der Lagena für den Gehörsinn der Fische. Z. f. vergl. Physiol. 25. k. 703—747. I. 1938.

*Fryd, C.:* Die Otolithen der Fische in Bezug auf ihre Bedeutung für Systematik und Altersbestimmung. Diss. Kiel 1—54. Altona, 1901.

*Hazama:* Die absondernden Zellelemente des Wirbeltierlabyrinthes. Zeitsch. f. Anat. 88. k. 223—261. I. 1928.



*Held, H.:* Untersuchungen über den feineren Bau des Ohrlabyrinthes der Wirbeltiere. I. Zur Kenntnis des Cortischen Organs und der übrigen Sinnesapparate des Labyrinthes bei Säugetieren. — Abh. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig. Mat.-Phys. Classe. 49. kötet, (28. k.) 1—74. I. Leipzig, 1902.

*Held, H.:* Untersuchungen über den feineren Bau des Ohrlabyrinthes der Wirbeltiere. II. Zur Entwicklungsgeschichte des Cortischen Organs und der macula acustica bei Säugetieren und Vögeln. 18 Taf. Abh. d. mathem. phys. Classe d. Kön. sächs. Ges. d. Wissenschaften. 31 K. 193—294. I. Leipzig, 1909.

*Hertwig, O.:* Handb. d. vergl. und experim. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere II. k. 2. rész. Jena, 1906.

*Herzog, H.:* Über die Entstehung der Otolithen. Verh. d. Ges. deutschen Ohrenärzte. Zeitschr. f. Hals-Nasen u. Ohrenheilk. 12. k. Kongr. kar I. k. 413—422. I. 1925.

*Hickling, C. F.:* The Structure of the Otolith of the Hake. Quart. Journ. of Microsc. Science. 74. k. New Series, 547—561. I. 1931.

*Ihering:* Bemerkungen über die zoologisch-systematische Bedeutung der Fischotolithen. Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1891. évf. 23—28. I.

*Immermann, F.:* Beiträge zur Altersbestimmung der Fische. II. Die innere Struktur der Schollenotolithen. Wiss. Meeresuntersuchungen. VIII. k. Abt. Helgoland 2 f. 131—176. I. 1907.

*Iwata, N.:* Über das Labyrinth der Fledermaus mit besonderer Berücksichtigung des statischen Apparates. Arch. f. experim. Med. 1. k. 41—173. I. 1924.

*Jenkins, J. T.:* Altersbestimmung durch Otolithen bei den Clupeiden. Wissensch. Meeresunters. N. F. VI. k. 47—122. I. Leipzig, 1902.

*Kaiser:* Das Epithel der Cristae und Maculae acusticae. Arch. f. Ohrenheilk. 32. k. 3. és 4. f. 181—194. I. Leipzig, 1891.

*Kawano, R.:* Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Säugerlabyrinths. Arhs. f. Ohren-Nasen-Kehlkopfheilk. 110. k. 89—134. I. Leipzig, 1923.

*Kolmer, W.:* Mikroskopische Anatomie des nervösen Apparates des Ohres. In: Alexander-Marburg: Handb. d. Neurologie des Ohres. I. k. 101—174. 1924.

*Kolmer, W.:* Gehörorgan. in Handb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen, Herausg. v. Möllendorff, III. k. I. r. 250—478. I. 1927.

*Krause, R.:* Entwicklungsgeschichte des Gehörorgans. In: *Hertwig O.:* Handb. d. vergl. u. exp. Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere. II. k. 2. r. 83—138. I. Jena, 1906.

*Marage:* Quelques remarques sur les otolithes de la grenouille. Compt. r. Ac. Sc. Paris, 132. 1072—1074. I. 1901.

*Mitrophanow:* Über die erste Anlage des Gehörorganes bei niederen Wirbeltieren. — Biol. Zentralbl. 10. k. 190—191. I. 1890—1891.

*Möllendorff:* Handbuch d. mikrosk. Anat. d. Menschen. III. k. Haut u. Sinnesorgane. Berlin, 1927.

*Mullenix, R. C.*: The peripheral terminativus of the eight cranial nerve in vertebrates, especially in fishes. Bull. Mus. com. Zool. Harvard 8. k. 215—250. I. 1909.

*Murayama, T.*: Die Entwicklung des häutigen Labyrinthes des Knochenfisches. Fol. Anat. Japonica. V. k. 333—360. I. 1927.

*Mygind, I. H.*: Die Prinzipien der Funktion des statischen Labyrinthes. (Ugeskrift f. Laeger Ig. 88. N. 14. 337—345.) Referat: Ber. über wiss. Biol. II. k. 718—719. I. 1926.

*Netto, F.*: Die Entwicklung des Gehörorgans beim Axolotl. Inaug. diss. 1—56. I. Berlin, 1898.

*Nishio, S.*: Über die Otolithen und ihre Entstehung. Arch. f. Ohren-Nasen-Kehlkopfheilk. 115. k. 19—63. I. 1926.

*Noorden*: Die Entwicklung des Labyrinths bei Knochenfischen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883.

*Retzius, G.*: Anatomische Untersuchungen. I. Das Gehörlabyrinth der Knochenfische. Stockholm, 1872.

*Retzius, G.*: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien, Stockholm, 1881.

*Retzius, G.*: Biolog. Untersuchungen Bd. 12. (Üb. die Endigungsweise des Gehörnerven in. d. Maculae u. Cristae acusticae in Gehörlabyrinth der Wirbeltiere.

*Schultze, M.*: Ueber die Endigungsweise des Hörnerven im Labyrinth, J. Müllers Archiv. f. Anat., Physiol. u. wiss. Medicin, 343—381. 1858.

*Shepherd, C. E.*: The „Asteriscus“ in Fishes. The Zoologist. (4) Ser. Vol. XIV. 57—62. I. 1910.

*Shepherd, C. E.*: Comparisons of Otoliths found in Fishes. Zoologist. (4) b. Vol. XIV. 292—298. I. 1910.

*Shepherd, C. E.*: On the location of the Sacculus and its contained Otoliths in Fishes, Zoologist. (4). Vol. XVIII. 103—109. és 131—146. I. 1914.

*Van der Stricht, N.*: L'histogenèse des parties constituentes du neuro-epithelium acoustique, des taches et des crêtes acoustiques et de l'organe de Corti. Arch. de Biol. XXIII. k. 455—693. I. 1907.

*Van der Stricht, O.*: Origine et structure de la Cupule et de la Membrane otolithique Ref. Zentralbl. f. Hals-Nasen- u. Ohrenheilk. I. k. 210. I. 1922.

*Stricker, S.*: Untersuchungen über die Contractilität der Capillaren. Sitzber. d. Math. Nat. Classe. d. k. Akad. 74. k. II. 313—338. I. 1877.

*Studnička, F. K.*: Die Otolithen, Otolithen und Capulae terminales im Gehörorgan von Ammocoetes und von Petromyzon. Nebst Bemerkungen über das „Otosoma“ des Gehörorganes der Wirbeltiere überhaupt. — Anat. Anz. 42. k. 529—862. I. 1912.

*Tomaschek, H.*: Beiträge zur Klärung der Frage über das Hören der Fische. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. 56. k. 553—580. I. Jena, 1936.

*Tullio, P.*: Das Ohr und die Entstehung der Sprache und Schrift. Berlin—Wien, 1929.

*Tullberg, T.:* Das Labyrinth der Fische, ein Organ zur Empfindung der Wasserbewegungen. Bihang Till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. 28. k. IV. r. 1—25. l. Stockholm, 1903.

*Tylsova, M.:* Morphologie et structure des statolithes de nos Téléostéens. Bull. Intern. Acad. Tchèque des Sciences, Classe des sci. math. nat. et de la medic. XXVIII. k. Prague, 1927.

*Vescovi, P.:* Ricerche anatomofisiologiche intorno all'apparato uditivo dei Teleostei. Atti della R. Accad. delle Scienze de Torino. XXVI. k. 389—412. l. 1890—91.

*Wenig, J.:* Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörorgane der Anamnier. Gegenbaurs Morpholog. Jahrb. 45. k. 295—333. l. 1912—13.

*Wenig, J.:* Über die capulae terminales in den Ampullen des häutigen Labyrinthes. u. ott 50. k. 319—340. 1919.

*Werner, F.:* Die Funktion der Fischotolithen. Arch. f. Ohren-Nasen-Kehlkopfheilk. 117. k. 1. f. 69—73. l. Leipzig, 1927.

*Werner, F.:* Studien über die Otolithen der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. 131. k. 502—587. l. Leipzig, 1928.

*Wittmack, K.:* Zur Kenntnis der Cuticulaergebilde des inneren Ohres, mit besonderer Berücksichtigung der Lage der Cortischen Membran. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. LV. k. N. F. XLVIII. k. 537—576. l. 1918.

*Wohlfahrt, A.:* Anatomische Untersuchungen über das Labyrinth der Elritze (*Phoxinus laevis* L.) Zeitschr. f. Vergl. Physiologie. 17. k. 659—685. l. Berlin, 1932.

*Yamamoto, Ts.:* Morphologische Untersuchungen der Gehörorgane von Süßwasserknochenfischen. Fol. anat. jap. 7. k. 325—377. l. 1929.